Experimentelle und histologische Beiträge zur innern Metamorphose von Sialis lutaria L.

Inauguraldissertation

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

VON

Wilhelm OCHSÉ

von Dättwil (Aargau)

Mit 20 Textabbildungen.

GENÈVE

IMPRIMERIE A. KUNDIG

—

1944

Experimentelle und histologische Beiträge zur innern Metamorphose von Sialis lutaria L.

Inauguraldissertation

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Wilhelm OCHSÉ

von Dättwil (Aargau)

Mit 20 Textabbildungen.

GENÈVE

IMPRIMERIE A. KUNDIG

1944

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren R. Geigy und A. Portmann.

Basel, den 22. Dezember 1942.

Prof. Dr. H. Erlenmeyer,
Dekan.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Separatabdruck aus *Revue suisse de Zoologie*, Tome 51, No. 1, 1944.

CURRICULUM VITAE

Als Sohn des Dr. phil. Wilhelm Ochsé, Prokurist bei Brown-Boveri & Cie., und der Julie geb. Vuilleumier, wurde ich, Wilhelm August Ochsé, am 23. Mai 1917 in Baden geboren. Ich bin Bürger von Dättwil, Aargau.

Ich besuchte die Gemeinde- und Bezirksschule in Baden und wurde anschliessend im Institut Minerva in Basel für die eidgen. Maturität vorbereitet, die ich im Herbst 1935 bestand. Sofort anschliessend wurde ich an der Universität Basel immatrikuliert. Seit 1938 wurden meine Studien durch häufige, längere Militärdienste unterbrochen, während der Sommersemester 1940 und 1941 wurde ich aus diesem Grunde von den Vorlesungen dispensiert.

Ich besuchte die Vorlesungen und Uebungen der Herren Professoren Portmann, Handschin, Geigy, Senn, Schüepp, Geiger, Fichter, Erlenmeyer, Ruggli, Hagenbach, Huber, Vosseler.

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. R. Geigy in den Jahren 1939—1942.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 1
Tome 51, nº 1. — Février 1944.

Experimentelle und histologische Beiträge zur innern Metamorphose von *Sialis lutaria* L.

von

W. OCHSÉ

Mit 20 Textabbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS.

Seite

Einleitung 2

Material und Technik 6

I. *Beeinflussung der Metamorphose durch äussere Faktoren:*

1. Der Entwicklungszyklus von *Sialis lutaria* L. 7
2. Die experimentelle Beeinflussung des Metamorphosebeginns 8

II. *Morphologisch-histologischer Teil:*

1. Die von aussen beobachtbaren Metamorphosevorgänge 16
2. Ueberblick über den Feinbau der Tracheenkiemen und des Lateralwulstes und ihre Veränderungen während der Metamorphose 20
3. Histologie des Kiemenabbaus:
   - *a*) Hypodermis und Cuticula 33
   - *b*) Die Tracheen des Lateralwulstes und der Kiemen 45
   - *c*) Der Kiemennerv 51
   - *d*) Die Muskeln des Lateralwulstes und der Kiemen 51
   - *e*) Die Oenocyten 60
   - *f*) Der Fettkörper 61
4. Der Schwanzfaden 61

III. *Die inneren Faktoren der Verpuppung:*

1. Schnürungen von *Sialis*-Larven und -Puppen 63

Seite

2. Exstirpation und Transplantation von Ganglien des Bauchmarkes 65
3. Parabiotische Larven 69
   a) Verschmelzung zweijähriger Larven vor Metamorphosebeginn 70
   b) Verschmelzung einer Larve nach Metamorphosebeginn mit einer solchen vor Metamorphosebeginn 72

Zusammenfassung 76

Literaturverzeichnis 79

EINLEITUNG.

Im Laufe der letzten hundert Jahre wurden verschiedene Versuche unternommen, die Metamorphosetypen der Insekten in Systemen zu ordnen. Diese Systeme waren verschieden je nach den jeweils im Vordergrunde stehenden Ansichten und Kenntnissen (Versuche von Burmeister 1832-1855, Henneguy 1904, Heymons 1907, Handlirsch 1928 und andern).

Nach Weber 1933, der sich im wesentlichen an Handlirsch 1928 anlehnt, werden zwei Haupttypen unterschieden: Die Heterometabola und die Holometabola. Bei den ersteren entwickeln sich die imaginalen Merkmale allmählich und werden von Häutung zu Häutung deutlicher, bei den letzteren sind die imaginalen Anlagen in einem aus dem Ei entstandenen Larvenkörper geborgen und entwickeln sich dort in wesentlich langsamerem Tempo. Typisch für alle Holometabola ist das Auftreten eines präimaginalen Puppenstadiums, in welchem sich die Hauptperiode imaginaler Entwicklung zusammendrängt. Weber bezeichnet alle postembryonalen Entwicklungsgänge der Insekten als Metamorphose, da bei ihnen kleinere Abänderungen niemals fehlen. Dieser Einteilung liegen also äussere, morphologische Merkmale zu Grunde.

Die Vermengung der Begriffe, speziell desjenigen der Metamorphose, führte Geigy (1941) und Geigy und Portmann (1941) dazu, einen neuen Versuch zu unternehmen, die tierischen Entwicklungsgänge zu ordnen, und zwar auf morphologisch-embryologischer Grundlage, womit die Begriffe der Metamorphose und

der Larve enger gefasst werden konnten. Es wurden zwei Haupttypen tierischer Ontogenesen unterschieden, die direkte und die indirekte Entwicklung. Bei der direkten Entwicklung entsteht aus dem Jungtier ohne Umwandlung allmählich das Adulttier, bei der indirekten Entwicklung schieben sich zwischen das Embryonalstadium und das Adulttier ein oder mehrere Larvenstadien ein. Diese Larvenstadien sind dadurch charakterisiert, dass in ihnen drei verschiedene Komponenten festgestellt werden können, die den Larvenkörper mosaikartig zusammensetzen:

1. Larvale Bildungen, die einzelne Organe und ganze Körperteile (die sogenannten Larvenorgane) aufbauen können. Diese werden in der Metamorphose durch Histolyse abgebaut. Es sind transitorische Organe, die dem Adulttier fehlen.
2. Adulte, resp. für Insekten imaginale Bildungen, die in der Larvenperiode im embryonalen Zustand verharren und erst während der Metamorphose entwickelt und ausdifferenziert werden. Sie können aber in der Larve zum Teil schon histologisch als solche erkannt werden. Sie bilden die sogenannten Imaginalanlagen.
3. Larvo-adulte, für Insekten larvo-imaginale Bildungen, Körperteile der Larve, die sich während der Metamorphose überhaupt nicht verändern, oder nach Ueberwinden einer „strukturellen Krise" (Kernpyknosen, Ausstossen von Plasma) vom adulten Organismus übernommen werden.

Im Anschluss an diese Betrachtungsweise werden in dieser Arbeit die Begriffe „larval", „larvo-imaginal" und „imaginal" ohne weitere Erklärung angewandt werden.

Das grundlegende Merkmal der indirekten Entwicklung ist also das Auftreten eines oder mehrerer Stadien mit transitorischen, larvalen Bildungen, und nur für diesen Fall soll der Begriff der Metamorphose gebraucht werden.

Wenn wir von diesem Standpunkt aus die Entwicklungsgänge der Insekten betrachten, so können wir bei den Holometabola der Weber'schen Einteilung ohne Weiteres von indirekter Entwicklung

sprechen, da ihre Larven durchwegs äusserlich erkennbare larvale Bildungen besitzen.

Die im Wasser lebenden Larven der bei den Heterometabola eingeteilten Hemimetabola (Odonaten und Plecopteren) und Prometabola (Ephemeriden) besitzen abdominale Kiemenanhänge. Bei den Odonaten tritt ausserdem noch eine aus dem Labium gebildete Fangmaske auf. Sowohl Abdominalkiemen wie auch Fangmasken werden bei der Häutung zur Imago abgebaut und sind folglich echte larvale Bildungen.

Die Entwicklung dieser Formen ist also auch indirekt.

Die Entwicklung der übrigen, bei den Heterometabola eingeteilten Gruppen scheint direkt, also auch ohne Larvenformen und Metamorphose zu verlaufen, doch fehlen dort noch genaue histologische Untersuchungen.

Bei den Insekten mit indirekter Entwicklung ist das die Larven aufbauende Mosaik sehr verschieden zusammengesetzt. Die verschiedenen Komponenten können nur durch genaue morphologische und histologische Untersuchungen vor, während und nach der Metamorphose erkannt werden. Je grösser der Anteil der larvalen Organe am Aufbau des Larvenkörpers ist, desto tiefergreifend sind die Vorgänge, die sich während der Metamorphose im Innern der Tiere abspielen.

Nach den heutigen Kenntnissen besteht z. B. der Körper der gut untersuchten Fliegenlarven fast vollständig aus der larvalen Komponente (Pérez 1910, Robertson 1936), derjenige der nur teilweise untersuchten Odonaten (Munscheid 1933) fast vollständig aus der larvo-imaginalen.

Die bisherigen experimentellen und histologischen Untersuchungen beschränken sich fast ausschliesslich auf die Formen mit überwiegend larvalem Anteil beim Aufbau des Larvenkörpers, also Formen mit tiefgreifender Metamorphose: *Diptera*, *Lepidoptera*, *Hymenoptera* und auf wenige *Coleoptera*. Die dabei gewonnenen Resultate sind ausserordentlich vielfältig.

Es war deshalb wünschenswert einmal eine holometabole Insektenform, von der man schon auf Grund morphologischer Beobachtungen annehmen musste, dass sie sich durch wenig tiefgreifende Metamorphose auszeichnet, histologisch und experimentell zu bearbeiten.

Für solche Untersuchungen erwies sich die Schlammflorfliege,

Sialis lutaria L. (*Megaloptera*, *Neuropteroidea*) als gut geeignet, nachdem in den letzten Jahren ihre Biologie und Oekologie eine ausgiebige Bearbeitung erfahren hatte.

1935 erschien die grundlegende Arbeit von Du Bois und Geigy über Oekologie, Fortpflanzungsbiologie und Metamorphose von *Sialis lutaria* L. In dieser Arbeit findet der Lebenszyklus von *Sialis* anhand von Freiluft- und Laboratoriumsbeobachtungen eine sehr genaue Bearbeitung, und zum ersten Mal wird die Zahl der Larvenhäutungen während der zweijährigen Larvenperiode genau festgestellt. Es wird dort auch die gesamte frühere *Sialis*-Literatur angeführt, sodass sich hier eine Wiederholung erübrigt.

In einer weiteren Arbeit veröffentlichen dieselben Autoren (1935) sinnesphysiologische Beobachtungen über die Begattung von *Sialis*.

In einer zweimal publizierten Arbeit (1937 und 1941) bestätigt Seitz die Ergebnisse von Du Bois und Geigy weitgehend und ergänzt sie noch in einigen Punkten. Er versucht auch die Homologie der Abdominalkiemen der Larven mit Abdominalextremitäten zu beweisen. Die von ihm vertretene Ansicht wird bei der Besprechung der Kiemenmuskulatur (S. 59) diskutiert werden.

1937 beschreibt Geigy den genauen Verlauf der Umwandlung der Larve zur Puppe und entdeckt, dass die Zeit, die die Larven zum Heranreifen zur Metamorphose benötigen, durch Umweltsfaktoren beeinflusst werden kann.

Die 1938 erschienene Arbeit von Du Bois beschäftigt sich mit der Embryonalentwicklung und der Determination der Keimbezirke bei *Sialis*.

Weitere biologische und systematische Angaben befinden sich in der Bearbeitung der Neuropteren in der Umgebung von Basel von Eglin (1940).

Zuletzt sei noch die Arbeit von Röber (1941) über die Morphologie des Kopfes und des Vorderdarms der Larve und Imago von *Sialis* erwähnt. Er stellt die grosse Konstanz der Kopfmuskulatur in der Larve und der Imago fest. Einzig die Vorderdarmmuskulatur ist während der Metamorphose der Histolyse unterworfen, doch wird dies nicht histologisch belegt. Demnach überwiegt im Kopf (der in der vorliegenden Arbeit keine weitere Bearbeitung findet) die larvo-imaginale Komponente.

1940 erschienen, als Vorpublikation zu dieser Arbeit, von Geigy und Ochsé die ersten Ergebnisse über die innern Faktoren der Verpuppung, Schnürungsversuche an *Sialis*-Larven, die im Teil III dieser Arbeit kurz zusammengefasst werden.

Es ist mir eine Freude, auch an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. R. Geigy, für die Anregung zu dieser Arbeit, für die umsichtige Leitung der Untersuchungen sowie für

die stete Unterstützung, die er mir bei der Beschaffung der Untersuchungstiere und der Bearbeitung des Materials jederzeit zuteil werden liess, herzlichst zu danken.

MATERIAL UND TECHNIK.

Sämtliche hier untersuchten Tiere wurden am Ostufer des Sempachersees, zwischen Eich und Sempach, gefangen. Mit einer Dredsche wurde Seeschlamm aus 10—20 m Tiefe, meist aus der Zone der Seehalde, an die Oberfläche gebracht und in ein Drahtsieb gegossen, aus welchem der Schlamm leicht abgeschwemmt werden konnte. Im Sieb blieben neben verschiedenen Kleinorganismen und Detritus vor allem die *Sialis*-Larven zurück. Mit dieser Methode konnten bis zu 40 Larven in einem Dredschenzug, aus ca. 1/40 m^3 Oberflächenschlamm, gewonnen werden.

Die Larven wurden sobald wie möglich im Laboratorium einzeln in Kristallisierschalen von 5½ cm Durchmesser gebracht und einzeln protokolliert. Infolge des Kannibalismus, der trotz reichlicher Nahrung immer wieder auftrat, war es nicht möglich, mehrere Larven zusammen in einem Glas zu halten.

Die Schalen wurden zweimal wöchentlich gründlich gereinigt und mit neuem Wasser versehen. Einmal in der Woche erhielten die Larven reichlich *Tubifex*. Die Zuchtgläser standen, sofern nichts Anderes vermerkt wird, offen im Laboratorium bei 15—20°.

Nach begonnener Metamorphose wurden die Tiere auf angefeuchtete Watte gebracht, in der sie sich meist sofort eingruben und sich eine kleine Höhlung machten. In dieser blieben sie, sofern sie nicht gestört wurden, bis zum Schlüpfen der Imago.

Bei längerem Aufenthalt gingen oft Tiere ein, teilweise an den Folgen abnormaler Häutungen, teilweise aus unbekannten Gründen. Dass aber im allgemeinen die Aufzuchtbedingungen als günstig bezeichnet werden dürfen, zeigt der Umstand, dass in manchen Fällen nach einjährigem Aufenthalt im Laboratorium eine normal ablaufende Metamorphose erfolgte.

Die im folgenden verschiedentlich angeführten Längenmasse der Larven beziehen sich immer auf den Abstand von der Kopfspitze bis zum After. Der Schwanzfaden, der in seiner Länge beträchtlich schwankt und oft teilweise abgebrochen ist, wurde also nicht berücksichtigt.

Die Tiere, die zu histologischen Untersuchungen verwendet wurden, wurden in den Fixierflüssigkeiten nach Duboscq-Brasil oder nach Petrunkewitsch bei 40° fixiert, die sich beide gleich gut eigneten. Die Cuticula wurde in der Fixierungsflüssigkeit angeschnitten, um ein gutes Eindringen zu ermöglichen. Die Objekte wurden über absoluten Alkohol, Xylol I und II in Paraffin I und II gebracht und im Paraffin II, dem

etwas Bienenwachs zugemischt war, eingebettet. Sie wurden in Schnittserien von meist 6 μ Dicke zerlegt. Als günstigste Färbung erwies sich für alle Stadien Delafield's Hämatoxylin-Eosin. In einzelnen Fällen benutzte ich auch Azan-Färbung oder Hämalaun-Pikroindigokarmin, ohne aber gleich gute Resultate zu erhalten wie nach der erstgenannten Methode.

Die Mikrophotographien wurden mit einer Leica-Spezialeinrichtung aufgenommen, die mir von Herrn Prof. Geigy zur Verfügung gestellt wurde. Die histologischen Zeichnungen wurden nach Mikrophotographien oder mit Hilfe eines Abbeschen Zeichnungsapparates hergestellt. Sämtliche Photographien der Larven und Puppen wurden in Aethernarkose mit der Leica-Einrichtung der Zoologischen Anstalt gemacht.

Die im experimentellen Teil angewandten Operationsmethoden werden im Teil III dieser Arbeit besprochen.

I. BEEINFLUSSUNG DER METAMORPHOSE DURCH ÄUSSERE FAKTOREN.

1. Der Entwicklungszyklus von Sialis lutaria L.

Nach der im Mai erfolgenden Eiablage an über dem Wasser gelegenen Gegenständen fallen die Junglarven von *Sialis* ins Wasser, wo sie sich im Verlauf des ersten Lebensjahres sieben Mal häuten und eine Länge von ca. 12 mm erreichen. Im zweiten Jahr häuten sie sich noch zwei Mal, das letzte Mal in unserem Gebiet ca. im September. Ihre Länge beträgt nun bei den männlichen Larven 16—19 mm, bei den weiblichen 18—23 mm. In diesem letzten Larvenstadium verweilen sie sieben bis acht Monate bis zum Beginn der Metamorphose im kommenden Frühling.

Während dieser Entwicklungszeit wandern die Larven: Die in Ufernähe ins Wasser gelangten Junglarven begeben sich im ersten Jahr allmählich in die Tiefe, wo sie 10—18 m unter dem Wasserspiegel im feinen Seeschlamm leben. Unmittelbar vor Beginn der Metamorphose, im Frühling des zweiten Jahres, wandern die metamorphosereifen Larven wieder ans Ufer zurück. Die Metamorphosevorgänge beginnen bereits am Ende der Wanderung. Die Larven kriechen ans Land und graben sich im lockern Ufersand ein. Die zehnte Häutung (Puppenhäutung) erfolgt in einer als Puppenwiege (Seitz) bezeichneten Höhlung. Die Pupa libera häutet sich nach 5—10 Tagen zur Imago.

1937 machte Geigy die Feststellung, dass Larven des letzten,

zehnten Stadiums viel früher zur Metamorphose gezwungen werden können, wenn sie aus dem See ins Laboratorium gebracht werden. So gelang es, Imagines anstatt im April—Mai des kommenden Jahres schon ab Mitte November des Vorjahres zu erhalten.

Somit war in *Sialis* ein Insekt gefunden, das sich für experimentelle und histologische Untersuchungen über die Metamorphose ganz hervorragend eignen musste, da es möglich ist, Versuchstiere in beliebiger Zahl von Mitte November bis Ende April zur Umwandlung zu bringen.

2. Die experimentelle Beeinflussung des Metamorphosebeginns.

Geigy stellte fest, dass eine Abhängigkeit besteht zwischen dem Zeitpunkt des Einholens der Larve ins Laboratorium und der Dauer, die sie bis zum Metamorphosebeginn benötigt („Periode des Heranreifens zur Metamorphosebereitschaft"). Nicht beeinflussbar war der zeitliche Ablauf der Metamorphosevorgänge selbst. Die im Laboratorium benötigten Zeiten zum Heranreifen zur Metamorphosebereitschaft wurden immer kürzer, je später die Larven gefangen wurden (Tabelle 1, *a*). Er schloss daraus, dass durch die Wärmeeinwirkung wohl die Zeit des Heranreifens, nicht aber der Ablauf der Metamorphose selbst gekürzt werden könne. Er sprach auch die Vermutung aus, dass es eventuell möglich sei, die Gesamtentwicklung noch weiter, vielleicht auf ein Jahr, zu verkürzen, wenn die Larven schon vom ersten Herbst an in erhöhter Temperatur gehalten würden.

Leider war es mir der Zeitumstände wegen nicht möglich, das Larvenmaterial von der gleichen Fundstelle zu holen wie Geigy (aus einem Bewässerungsgraben mit meist sehr langsam fliessendem Wasser bei Neuweg, im Elsass).

Die Imagines von Neuweg und vom Sempachersee lassen sich nicht unterscheiden, wohl aber die Larven: Der Thorax der Larven von Neuweg ist dorsal braun pigmentiert, derjenige der Larven vom Sempachersee ist unpigmentiert. Irgendwelche weitere morphologische Unterschiede konnten nicht festgestellt werden. Eine beträchtliche Differenz besteht dagegen im zeitlichen Verhalten vor der Metamorphose (Tabelle 1).

Mit den Angaben von Geigy kann nur die Zeitspanne vom Ein-

bringen der Tiere bis zum Beginn der Metamorphose verglichen werden, da viele meiner Tiere kurz vor oder bei Beginn der Metamorphose zu den im dritten Teil dieser Arbeit besprochenen experimentellen Untersuchungen verwendet wurden und deren Umwandlung folglich gestört war. Die Dauer der Metamorphose selbst, vom Beginn der ersten, äusserlich erkennbaren Abbauvorgänge bis zum Schlüpfen der Imago beträgt 10–20 Tage und konnte nicht beeinflusst werden. Die Mehrzahl der Imagines schlüpft nach 12—16 Tagen.

Tabelle 1.

Periode des Heranreifens zur Metamorphosebereitschaft.

Serie	Fangdatum	Erste Metamorphoseanzeichen			Anzahl der Tiere
		1. Larve	Mehrzahl d. Larven	Letzte Larve	
a) *Verhalten der Tiere von Neuweg (Elsass)* (Geigy 1937, Tab. 2):					
I	19.11.34	22 Tage	23 Tage	33 Tage	26
II	4.12.34	21 »	24-25 »	26 »	26
III	2. 2.35	8 »	15-17 »	27 »	67
b) *Verhalten der Tiere aus dem Sempachersee:*					
8	6.10.40	24 Tage	25-29 Tage	54 Tage	50
1	2.12.39	12 »	13-15 »	24 »	25
2	29.12.39	13 »	14-17 »	30 »	79
3	6. 1.40	9 »	10-11 »	13 »	78
4	14.-15. 3.40	6 »	6- 7 »	9 »	71
4 *a* *	(21. 3.40)	5 »	5- 7 »	10 »	12
4 *b* *	(29. 3.40)	4 »	4- 7 »	10 »	23
4 *c* *	(8. 4.40)	2 »	4- 6 »	9 »	56

* Die Tiere der Serien 4 *a*, *b* und *c* wurden am 14.-15.3.gefangen und nachher bis zum angegebenen Datum (Versuchsbeginn) im Eisschrank bei 0—4° C gehalten.

Aus diesen Zahlen ergibt sich, dass die zur Heranreifungsperiode benötigte Zeitspanne bei den Tieren von Neuweg und vom Sempachersee nicht gleich ist. Am besten können hierbei Fang II von Geigy mit meinem Fang 1 verglichen werden:

Neuweg . . . Fangdatum: 4.12.34 mittlere Dauer: 24/25 Tage
Sempachersee. „ 2.12.39 „ „ 13/15 „

Die Zeit zum Heranreifen zur Metamorphose ist bei den Seetieren, die am 2. Dezember gefangen wurden, ungefähr gleich lang wie bei Tieren, die am 2. Februar, also zwei Monate später im Bach gefangen wurden.

Die Ursachen, die zu so grossen Differenzen im Entwicklungsstand führen, konnten nicht ermittelt werden. Das natürliche Milieu der Tiere von Neuweg ist in mancher Hinsicht verschieden von dem der Seetiere. Die ersteren leben ungefähr unter Atmosphärendruck in Wasser, das sich im Sommer ziemlich hoch erwärmt (Messungen fehlen, doch dürften die Temperaturen im Sommer bis gegen 25° steigen), im Winter sich bis nahe an den Nullpunkt abkühlt. Die Seetiere leben unter einem Druck von 2—3 Atmosphären in Wasser von nur geringen Temperaturschwankungen (ca. 4—9°).

Auffallend gross ist auch die Zeitdifferenz zwischen den Fängen 2 und 3 vom Sempachersee. Die Tiere wurden am genau gleichen Ort gefangen und unter gleichen Bedingungen gehalten.

Die von Geigy beobachtete Abnahme der Zeit zum Heranreifen zur Metamorphose im Verlaufe des Winters bestätigt sich auch bei den Seetieren, nur sind die Werte kleiner. Da die Differenzen in den Resultaten von Geigy und mir nicht erklärt werden konnten, ebenso wenig wie gewisse Unregelmässigkeiten zwischen einzelnen Fängen, wurden eventuelle Umweltseinflüsse noch genauer untersucht.

a) Nahrungsmenge: Bei der Serie 2 (Fangdatum 29.12.39) wurden bei gleichen Aussenbedingungen die eine Hälfte der Tiere vom Einbringen an ohne jegliche Nahrung gehalten, die andere Hälfte übermässig gefüttert. Es konnte aber keinerlei Einfluss auf den Beginn der Metamorphose festgestellt werden.

b) Temperatur: Larven, die im Thermostaten bei 25° gehalten wurden, traten gleichzeitig mit denjenigen in Metamorphose, die im Zimmer bei 17—20° lebten. Erst unterhalb 16° trat eine Verlängerung der Larvenzeit ein.

Durch ganz niedere Temperaturen (0—4°, im Eisschrank) konnte der Metamorphosebeginn über die normale Zeit hinausgeschoben werden. Die Zeit zum Heranreifen zur Metamorphose verkürzte sich gleich wie bei den Seetieren (Tabelle 1, Serie 4 *a*—*c*). Im Mai und Juni starben aber die meisten dieser Tiere ohne Meta-

morphoseanzeichen. Wurden solche verspätete Larven ins Zimmer gebracht, so begannen sie wohl die Umwandlung, konnten sie aber nie bis zur Puppe fortführen, sondern gingen mit mehr oder weniger weit fortgeschrittener Kiemenretraktion ein.

Die beobachteten Differenzen können also weder durch Differenzen in der Nahrungsmenge, noch durch solche der Temperatur erklärt werden.

Weiter wurde geprüft, ob die gesamte Larvenperiode dadurch verkürzt werden könne, dass die Larven schon im Laufe des Sommers oder sogar im Winter ihres ersten Lebensjahres in die Wärmezucht genommen werden. Hierfür wurden folgende Tiere benützt:

Serie	Fangdatum	Vermutliches Larvenstadium (nach Du Bois u. Geigy)	Anzahl der der Tiere bei Versuchsbeginn
1	2.12.39	6	7
4	14. 3.40	7-8	22
5	14. 4.40	8	10
6	7. 5.40	8	110
7	29. 6.40	8-9	222
8	6.10.40	10	150

Gleichzeitig damit konnte das zeitliche Auftreten der Häutungen und die Konstanz der von Du Bois und Geigy angegebenen Häutungszahlen für das zweite Larvenjahr überprüft werden. Hierfür wurden die Tiere der Serie 7 verwendet.

Das Auftreten der Häutungen in sämtlichen Zuchten.

Es können zwei Haupthäutungszeiten festgestellt werden, die eine anfangs Juli, die andere im September und Oktober. Die diesbezüglichen Angaben bei Du Bois und Geigy sind:

8. Häutung im Juni,
9. Häutung im September.

Diese Daten können also bestätigt werden.

Ausserdem wurde beobachtet, dass in den dem Fang folgenden Tagen die Zahl der sich häutenden Tiere speziell gross ist. Es dürften zum Teil überzählige, zum Teil aber auch normale Häutungen sein, welche durch den plötzlichen Milieuwechsel ausgelöst werden.

Du Bois und Geigy vermuten, dass ein Variieren der Häutungszahl innerhalb gewisser Grenzen möglich sei. Serie 7 zeigt, dass die Differenzen recht gross werden können.

Das Auftreten der Häutungen und des Metamorphosebeginns in Serie 7.

60 Tiere, die mit der Metamorphose begannen, häuteten sich vorher 0—3 Mal. Ausser den vor Tabelle 2 zusammengestellten Varianten trat noch ein Tier auf, das sich sogar vier Mal häutete. Zu diesem Fall ist zu bemerken, dass diese Larve beim Einbringen eine Länge von 6 mm hatte, sodass sie als eindeutig erstjährig angesprochen wurde. Ausser der Längenmessung stehen keine sicheren Anzeichen zur Unterscheidung der erst- und zweitjährigen Larven zur Verfügung. Wenn auch die Längenangaben für die einzelnen Stadien in einem noch bedeutend grösseren Masse schwanken als bei Du Bois und Geigy angegeben wird, so ist doch nicht anzunehmen, dass ein Tier, welches Ende Juni nur 6 mm lang ist, zweitjährig sei. Es handelt sich also hier mit ziemlicher Sicherheit um einen Fall einer Entwicklungsdauer von nur acht Monaten. Die Larve hatte beim Metamorphosebeginn eine Länge von 11 mm. Die Imago, ein Weibchen, war normal, aber klein.

Es ist dies der einzige und offenbar sehr seltene Fall, der eine Metamorphose nach einer Larvenzeit von weniger als einem Jahr wahrscheinlich macht. In allen übrigen Fällen ging die Entwicklung sicher zwölf Monate länger.

Es ist ausserordentlich auffällig, dass die Tiere aller Aufzuchtversuche ihre Metamorphose ungefähr miteinander, von der zweiten Novemberhälfte an bis im Februar, begannen. Die Konstanz des zeitlichen Metamorphosebeginns lässt sich ebenfalls anhand der Resultate der Serie 7 erkennen. Trotz verschiedenen Verhaltens in Bezug auf die Häutungszahl und die Häutungstermine differiert der mittlere Metamorphosebeginn nur sehr wenig. Es traten folgende Varianten auf (Tabelle 2):

1. Metamorphosebeginn ohne vorherige Häutung: 7 Tiere.
2. Metamorphose nach einer Häutung:
   a) erwartungsgemäss im September oder Oktober (später als 60 Tage nach dem Einbringen): 26 Tiere;
   b) wider Erwarten früh, im Juli oder August: 8 Tiere.

3. Tiere mit zwei Häutungen zwischen Fang und Metamorphosebeginn:
   a) Verlauf erwartungsgemäss:
   erste Häutung sofort nach dem Einbringen,
   zweite Häutung im September-Oktober: 8 Tiere;
   b) Erste Häutung wider Erwarten spät (später als 30 Tage nach dem Einbringen): 8 Tiere.
4. Tiere mit drei Häutungen: 3 Tiere.

Tabelle 2.

Mittlere Dauer in Tagen, vom Datum des Einbringens (29.6.40) bis zum Beginn der Metamorphose, resp. der Häutungen.
(Nur zweitjährige Larven.)

Variante	1. Häutung	2. Häutung	3. Häutung	Metamorphosebeginn
	Tage nach dem Einbringen			
1	—	—	—	194
2 *a*	98	—	—	191
b	18	—	—	185
3 *a*	5	89	—	196
b	71	102	—	188
4	4	72	141	196

Während also die Anzahl der Häutungen und deren zeitliches Auftreten stark variiert, bleibt der Zeitpunkt des Metamorphosebeginns auffallend konstant. Bei der Mehrzahl der Tiere traten aber auch die Häutungen zeitlich und numerisch erwartungsgemäss auf (Variante 2 *a* und 3 *a*). Durch die Zucht im Laboratorium wird nur die Periode zwischen der letzten Häutung und dem Metamorphosebeginn deutlich beeinflusst. Sämtliche Larven begannen die Metamorphose sechs bis vier Monate früher als die gleich alten Tiere im See. Der Metamorphosebeginn erfolgte bei allen Aufzuchtserien gleichzeitig, unabhängig von der Dauer des Aufenthaltes im Laboratorium, im Mittel drei Monate nach der letzten Häutung.

Ein Tier begann die Metamorphose ziemlich sicher schon nach einem Jahr. Verschiedene Larven, die ihrer Grösse nach eindeutig zweitjährig waren, begannen die Metamorphose nicht, doch gingen

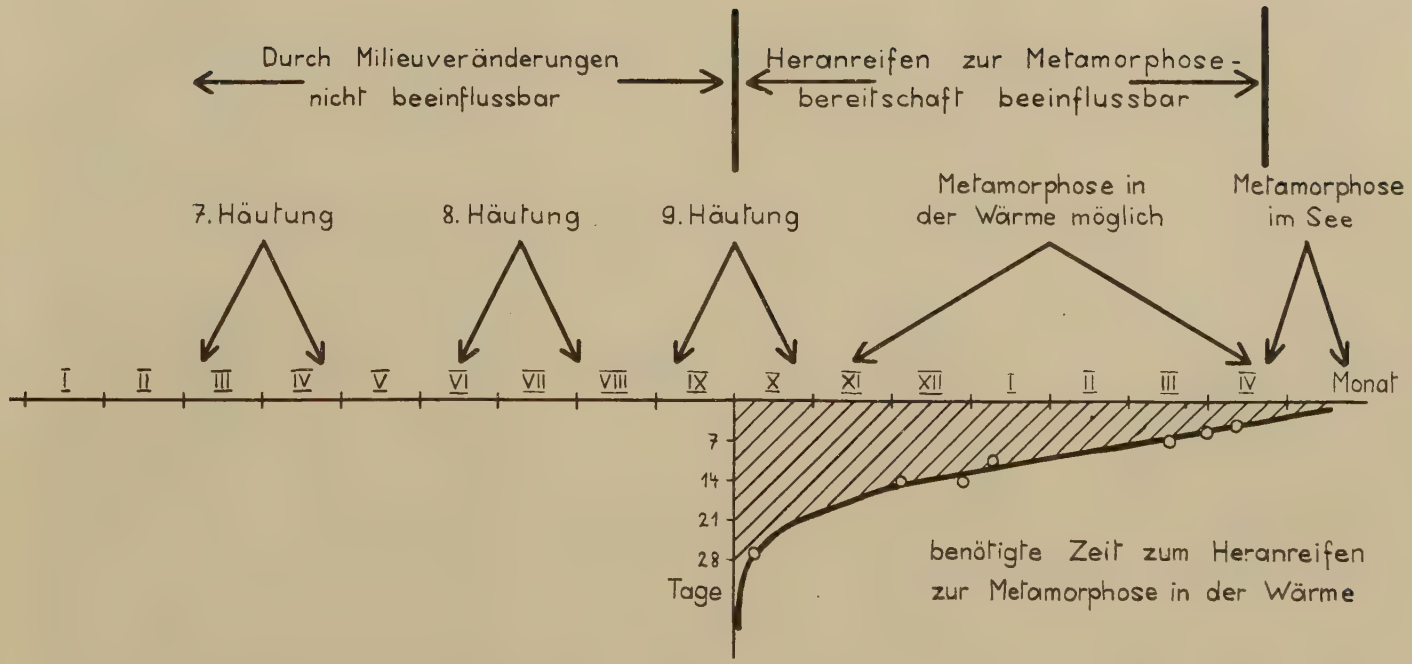


Abb. 1.

Zusammenfassung der Ergebnisse über die Aufzucht von *Sialis lutaria* L. (Erklärung im Text).

sie alle im Verlaufe des Frühjahrs zu Grunde, ohne irgendwelche Metamorphoseanzeichen gezeigt zu haben.

Zur Kontrolle der Aufzuchtversuche wurde am 6. Oktober eine weitere Serie von 150 Tieren eingebracht (Serie 8), von denen zu erwarten war, dass sie alle ihre letzte Larvenhäutung bereits vollzogen hatten. Es traten auch in der Wärme keine Häutungen mehr auf. Diese Tiere begannen nun aber ihre Metamorphose bereits vier Wochen nach dem Einbringen (Tabelle 1), im November, bedeutend früher als die Tiere, die schon während Monaten an der Wärme gehalten worden waren. Demnach wird bei den angewandten Aufzuchtsbedingungen die Periode zum Heranreifen zur Metamorphosebereitschaft gegenüber den Tieren im natürlichen Lebensmilieu sogar verlängert!

Anhand aller Ergebnisse kann man sich nun vom Entwicklungsgang von *Sialis* folgendes Bild machen (Abb. 1): Im Tier selbst gelegene Faktoren regeln die Zahl und den Zeitpunkt der Larvenhäutungen. Diese Faktoren lassen sich durch die hier angewandten Milieuveränderungen nicht beeinflussen (1.—9. Häutung).

Einzig der durch den Fang verursachte plötzliche Milieuwechsel konnte bei einem Teil der Tiere eine Häutung auslösen.

Nach der letzten Larvenhäutung im Herbst des zweiten Jahres kann die Larve zur Metamorphose heranreifen. Zur Auslösung des Metamorphosevorganges selbst braucht sie in ihrem natürlichen Milieu auf dem Seeboden noch ungefähr sieben Monate. Durch Zucht im Laboratorium, in der Wärme, kann diese Zeit stark abgekürzt werden, im Oktober auf ca. vier Wochen. Infolge des langsamen Heranreifens während des Winters wird die Zeit, die zum Auslösen der Metamorphose im Laboratorium benötigt wird, immer kürzer (Abb. 1, schraffiertes Feld). Sie beträgt anfangs Januar nur noch 10—14 Tage. Das Heranreifen zur Metamorphosebereitschaft schreitet im Verlaufe des Winters ziemlich stetig vorwärts, was anhand der regelmässig abnehmenden Zeiten, die zum Auslösen der Metamorphosevorgänge im Laboratorium benötigt werden, geschlossen werden kann.

II. MORPHOLOGISCH-HISTOLOGISCHER TEIL.

1. Die von aussen beobachtbaren Metamorphosevorgänge.

Die Schilderung des Habitus der Larve und der von aussen beobachtbaren Metamorphosevorgänge bei der Umwandlung der Larve zur Puppe wurde bereits früher gegeben (Du Bois und Geigy 1935, Geigy 1937, Geigy und Ochsé 1940), sodass ich mich hier auf eine kurze Rekapitulation der wichtigsten Vorgänge beschränken kann.

a) *Habitus der* Sialis-*Larve des zehnten Stadiums.*

Die Larven zeigen einen Geschlechtsdimorphismus, indem die weiblichen Tiere grösser sind als die männlichen. Anhand der Längenmasse kann aber nicht mit Sicherheit auf das Geschlecht der entstehenden Imago geschlossen werden.

Die markantesten Merkmale der Larve des zehnten Stadiums (Abb. 2 *a*) sind folgende:

Der Kopf trägt kurze, viergliedrige Antennen. Von den Mundgliedmassen sind vor allem die Mandibeln stark ausgebildet. Die Larvenaugen (Stemmata) haben über dunkel pigmentiertem Augenhintergrund fünf helle Corneazonen („Linsen").

Der Thorax und die starken Schreitbeine sind fast gleich ausgebildet wie bei der Imago. Am Thorax II und III schimmern lateral meist die weisslichen Flügelanlagen durch.

Das Abdomen besteht aus neun Segmenten, die nach hinten allmählich schmäler werden, und endet in einem ca. 5 mm langen, ungegliederten Schwanzfaden, der leicht gerillt und mit seitlichen Haarreihen besetzt ist.

Die ersten sieben Abdominalsegmente tragen lateral gekerbte Anhänge, die Tracheenkiemen, welche einem Wulst, der am ganzen Abdomen lateral zwischen Tergit und Sternit vorhanden ist, dem Lateralwulst, aufsitzen.

Das Abdomen ist dorsal dunkelbraun pigmentiert, mit typischer Zeichnung. Die Kiemenanhänge und der Schwanzfaden sind unpigmentiert und durchscheinend.

b) *Die Vorpuppenphase.*

Unter der Vorpuppenphase verstehe ich die Zeit vom Beginn der Metamorphosevorgänge bis zur Puppenhäutung, also die Endphase des zehnten Larvenstadiums.

Schon einige Tage vor dem äusserlich sichtbaren Metamorphosebeginn nehmen die Larven keine Nahrung mehr auf, schwimmen unruhig umher, rollen sich oft ventral zusammen und legen sich auf die Seite.

Für den zeitlichen Ablauf der von aussen beobachtbaren Vorgänge kann folgender Ueberblick gegeben werden (für eine mittlere Dauer von fünf bis sechs Tagen, von den ersten Abbauvorgängen bis zum Schlüpfen der Puppe) (siehe Geigy und Ochsé 1940, Abb. 1 *a—d*):

1. Tag: Der Kiemeninhalt wird weiss und opak. Die Kiementrachee wird aus den Spitzen der Kiemen zurückgezogen. Die Hypodermis der Kiemen löst sich von der Cuticula ab, wird aber noch nicht retrahiert.

Alle diese Vorgänge beginnen an den Kiemen des 7. Abdomensegmentes und erst etwas später, in caudo-cephaler Reihenfolge, in den vorderen Kiemen.

2. Tag: Die Kiemenhypodermis und damit der gesamte, lebende Inhalt der Kieme werden gegen die Kiemenbasis retrahiert. Gleichzeitig wird auch der Inhalt des Schwanzfadens zurückgezogen. Beginn der Absenkung des Augenpigmentes, wodurch die „Linsen" der Stemmata glitzernd hervortreten.

Der lebende Inhalt der Larven-Antennen wird retrahiert.

3. Tag: Retraktion des gesamten Kiemeninhaltes bis gegen die Kiemenbasis.

Das Augenpigment wird tief in die Kopfkapsel abgesenkt.

Der Inhalt der Mundgliedmassen wird retrahiert.

Die Flügelanlagen wachsen stark ventral aus.

4. Tag: Bildung der pupalen Mundgliedmassen sowie der Puppenbeine unter der Larvencuticula.

5. oder 6. Tag: Schlüpfen der Puppe.

Die Puppen schlüpfen im Laboratorium meistens in den frühen Morgenstunden. Die Larvenhaut platzt an der vorbereiteten Naht dorsal vom Kopf über Pro-, Meso- bis zum Metathorax auf. Das

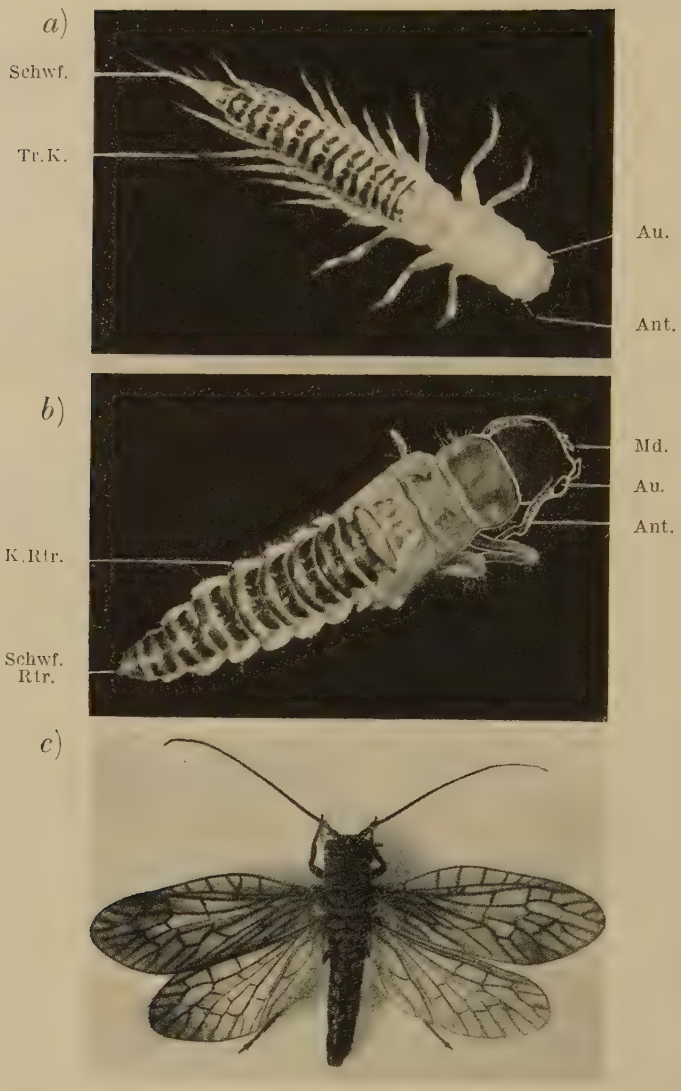


Abb. 2.

Metamorphose von *Sialis lutaria* L.

a) Larve im letzten Larvenstadium.
b) Puppe, ca. 24 Stunden alt.
c) Imago. (Flügel künstlich aufgespannt.)

Ant. = Antenne; Au. = Auge; Tr. K. = Tracheenkieme; Schwf. = Schwanzfaden; Md. = Mandibel; K.Rtr. = Retraktionsstummel einer Tracheenkieme; Schwf. Rtr. = Retraktionsstummel des Schwanzfadens.

Puppenabdomen wird aus der Larvenhaut herausgewunden, die Beine einzeln herausgezogen und der Kopf aus der Kopfkapsel gehoben, wobei die in der Anlage zusammengeknäuelten Puppenantennen gestreckt werden.

Mit dem Abwerfen der Larvencuticula werden auch sämtliche Tracheen gehäutet.

c) *Das Puppenstadium und die Imago.*

Das Puppenstadium dauert bei fast allen Tieren, die normal schlüpfen, 7—9 Tage, sodass mit einer mittleren Dauer von 8 Tagen gerechnet werden kann.

Die Puppe (Abb. 2 *b*) bleibt neben der Larvenexuvie liegen. Die Beine, die nur von einer sehr zarten Cuticula bedeckt sind, legen sich zusammen, sodass die Tibia und der noch wenig differenzierte Tarsus zusammenkleben. Sie werden auf Reiz hin im Coxalgelenk bewegt. Die übrigen Gelenke sind unbeweglich. Ortsveränderungen geschehen unter krümmenden Bewegungen mit Hilfe des Abdomens, auf dem lateral mehr oder weniger grosse Zäpfchen als letzte Reste der Tracheenkieme stehen. Die Flügelanlagen sind weiss und unbeweglich, dem Körper anliegend. Die Mundgliedmassen, speziell die Mandibeln, werden auf Reiz hin kräftig bewegt. Die langen Antennen, deren Gliederung schwach sichtbar ist, liegen zwischen den Beinen nach hinten geschlagen und sind noch unbeweglich. Das neu gebildete Facettenauge ist zweifarbig: Der Vorderteil ist gelblich, der hintere Augenrand, wo das Pigment der Larven-Stemmata konzentriert ist, dunkelbraun. Die frisch geschlüpfte Pupa libera hat somit schon weitgehend die äussere Erscheinungsform der Imago. Die vorhandenen Anlagen müssen aber im Puppenstadium noch weiter ausdifferenziert und ausgefärbt werden.

Die Augen werden schon am ersten Tag dunkler, sind am dritten Tag einheitlich braun und werden in den folgenden Tagen nahezu schwarz. Die Antennen zeigen bald deutlichere Gliederung. Am zweiten und dritten Tag erscheint um jedes Glied ein schwach brauner Ring; etwas später treten unter der Puppencuticula die ersten Haare auf. Am vierten Tag färbt sich die ganze Antenne dunkel, die imaginalen Haare sind zahlreich. Unter der sich ablösenden pupalen Cuticula differenziert sich die endgültige, perlschnurartige Imaginalantenne, die aber erst beim Schlüpfen der Imago nach vorn umgeschlagen wird und ihre Beweglichkeit erhält.

Die imaginalen Mundgliedmassen bilden sich unter der Puppencuticula aus. An den Flügelanlagen werden am dritten Tag die Windungen des eng gefalteten Flügels sichtbar; am vierten Tag, gleichzeitig mit der Pigmentierung, treten unter der Cuticula die ersten Haare auf. Die Flügel strecken sich nach dem Schlüpfen der Imago in wenigen Minuten aus. Ganz ähnlich verläuft die Ausdifferenzierung der Beine. Auch hier werden ca. vom dritten Tage an die imaginalen Haare sichtbar, und etwas später beginnen sie sich dunkel zu färben. Gegen das Ende des Puppenstadiums (ca. 6. Tag) werden sie in allen Gelenken beweglich. Bewegungen erfolgen aber nur auf Reiz. Wohl die auffälligste äusserliche Veränderung ist das Auftreten der Pigmentierung, die am vierten und fünften Tag an Kopf, Thorax und Flügel gleichzeitig beginnend, in kurzer Zeit die vorderen Körperpartien sowie, wenn auch in bedeutend schwächerer Intensität, das Abdomen dunkelbraun, stellenweise fast schwarz färbt.

Das Abdomen macht nur noch geringe Veränderungen durch. An den ersten sieben Segmenten werden die eventuell noch vorhandenen Reste der larvalen Tracheenkiemen und des Schwanzfadens, die verschieden lang ausgebildet sind, oder sogar ganz fehlen können, resorbiert. Am Abdomenende differenzieren sich unter der Puppencuticula die äusseren Geschlechtsanhänge und überall die imaginale Behaarung.

Ca. am achten Tag nach der Puppenhäutung wird die nur sehr dünn ausgebildete Puppencuticula abgeworfen, und die fertig entwickelte, geschlechtsreife Imago (Abb. 2 *c*) beginnt nach zweijähriger Entwicklungszeit ihr nur wenige Tage dauerndes Leben.

2. Ueberblick über den Feinbau der Tracheenkiemen und des Lateralwulstes und ihre Veränderungen während der Metamorphose.

Die experimentellen Untersuchungen, die gleichzeitig durchgeführt wurden (siehe Abschnitt III), machten eine genauere Kenntnis der Vorgänge während des Abbaues der Tracheenkiemen und der Veränderungen des Lateralwulstes des Abdomens nötig. Gleichzeitig damit konnte auch das Verhalten der Hypodermis am ganzen Abdomen und im Schwanzfaden, unter Weglassen des Aufbaus der äusseren Geschlechtsteile, in die Untersuchung miteinbezogen werden. Die Schilderung der histologischen Vorgänge während der

Metamorphose bleibt im Rahmen dieser Arbeit auf das Gewebe dieser Organe beschränkt.

Zur Erleichterung der nachfolgenden Schilderung der histologischen Einzelheiten wird hier anhand einer Serie von Schemabildern ein Ueberblick über die Vorgänge während der Metamorphose in diesen speziell untersuchten Zonen des Abdomens gegeben.

a) Die Vorpuppenphase.

Da die Dauer der Vorpuppenphase zwischen vier und zehn Tagen schwankt, zeitlich also nicht konstant ist, kann dieser erste Abschnitt der Metamorphose nur nach morphologischen Gesichtspunkten charakterisiert werden. Es werden im folgenden sechs Phasen (A—F) unterschieden.

Phase A: *Zweitjährige Larven unmittelbar vor Metamorphosebeginn = „reife Larven"* (Abb. 2 *a* und 3).

Die Umhüllung der Tracheenkiemen besteht aus einer dünnen Cuticula, die am Lateralwulst an Mächtigkeit zunimmt. Die Hypodermis, die die Cuticula hervorgebracht hat, stellt sich als dünnes Epithel ohne sichtbare Zellgrenzen dar. Sie ist im Kiemenbereich unpigmentiert, am übrigen Körper stellenweise von mehr oder weniger dicht liegenden, dunkelbraunen Pigmentkörnern durchsetzt, welche die erwähnte charakteristische Färbung der Larve bewirken.

Cephalwärts ist das 1.—5., caudalwärts das 2.—5. Kiemenglied mit je einer Zeile langer Haare besetzt. An der Spitze der Kieme stehen drei durch ihre Länge ausgezeichnete Terminalhaare.

An den lateralen Segmentwülsten des ersten bis achten Abdominalsegmentes liegt links und rechts je eine Stigmenanlage. Diese spielen eine wichtige Rolle, indem bei den Häutungen die abgestossene Intima der Tracheen dort aus dem Körper entfernt werden kann.

Bei der zweitjährigen Larve sind die Stigmen fertig ausgebildet, aber nicht funktionell. Ihre Intima hat einen Reusenapparat, eine Struktur, die für das Luftleben charakteristisch ist. Auch Stigmenmuskeln sind vorhanden, wenn auch erst schwach ausgebildet. Die Stigmenöffnungen werden von larvaler Cuticula überzogen.

Von der Stigmenanlage aus führt ein Tracheenstamm ins Körper-

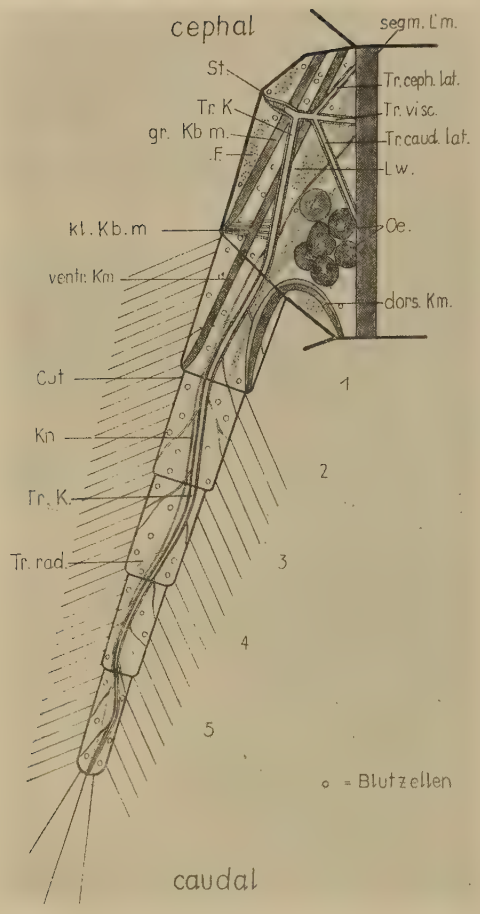


Abb. 3.

Schema des Feinbaus des Lateralwulstes und der Tracheenkieme. Phase A: 2. jährige Larve vor Metamorphosebeginn.
(Dorsalaufsicht.)

1—5 = Kiemenglieder; dors. Km. = dorsaler Kiemenmuskel; ventr. Km. = ventraler Kiemenmuskel; gr. Kb. m. = grosser Kiemenbasismuskel; kl. Kb. m. = kleine Kiemenbasismuskeln; segm. Lm. = segmentaler Längsmuskel; Tr. caud. lat. = caudale, laterale Trachee; Tr. ceph. lat. = cephale, laterale Trachee; Tr. visc. = viscerale Trachee; Tr. K. = Kiementrachee; Tr. rad. = radiäre Tracheen; St. = Stigmenanlage; Cut. = Cuticula und Hypodermis; Kn. = Kiemennerv; F. = Fettlappen; Oe. = Oenocyten; Lw. = Lateralwulst.

innere, wo er sich in vier Aeste aufteilt, einen cephalen und einen caudalen lateralen Ast, welche mit den lateralen Aesten der Stigmenanlagen des vorderen, resp. hinteren Körpersegmentes kommunizieren. Ein visceraler Ast führt ins Körperinnere. Diese drei Aeste bleiben während der Metamorphose erhalten. Der vierte Ast ist die Kiementrachee, die, ohne Verzweigungen abzugeben, durch den lateralen Segmentwulst caudal zur Kieme läuft und in diese eintritt. Sie durchzieht sie in schwachen Spiralen und endet in ihrer Spitze. Sie gibt mehrere dünne Seitenzweige ab, die sich weiter zu Tracheolen aufspaltend, radiär zur Kiemenhypodermis verlaufen und enden, ohne diese zu erreichen. Die Kiementrachee sowie die radiären Tracheen und Tracheolen sind durch Ausläufer ihrer Basalmembran an der Hypodermis befestigt. Tracheenkiemen befinden sich, wie erwähnt, nur an den ersten sieben Abdominalsegmenten,

während die Stigmen in den ersten acht Abdominalsegmenten sowie am Thorax I und II paarweise angelegt werden.

In der Nähe der Kiementrachee verläuft der Kiemennerv, der in den trichogenen Zellen der Terminalhaare endigt, nachdem er auf der ganzen Länge der Kieme Seitennerven zu den trichogenen Zellen der lateralen Kiemenhaare abgegeben hat.

Die Tracheenkiemen stehen bei der ruhenden Larve schräg nach hinten und leicht aufwärts vom Abdomen ab. Bei der Vorwärtsbewegung werden sie eng dem Körper angeschlossen, beim Rückwärtsschwimmen durch den Wasserwiderstand nach vorne umge-

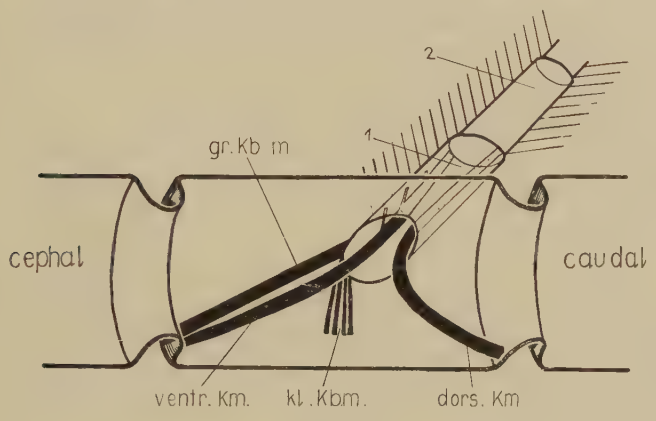


Abb. 4.

Verlauf der Muskeln, die für die Kiemenbewegung verantwortlich sind. (Blick von innen in den Lateralwulst.)

(Abkürzungen wie Abb. 3.)

klappt. Sobald sich die Larve nach einer Bewegung ruhig verhält, gehen die Kiemen wieder in die Normalstellung zurück. Alle diese Bewegungen sind passiv und sind abhängig vom Turgor der mit Haemolymphe erfüllten Kiemen und von der Strömung des umgebenden Wassers. Die Kiemen können aber auch aktiv durch Muskeln bewegt werden, doch sind diese Bewegungen nicht bedeutend. Sie beschränken sich auf ein ruckartiges Anlegen der ganzen Kiemen ans Abdomen. Selten kann auch ein schwaches Abspreizen beobachtet werden. Ebenso verfügen die vier äussern Kiemensegmente über eine gewisse Beweglichkeit gegenüber dem ersten Segment.

Es muss hier aber festgestellt werden, dass die Segmentierung der Kiemen nicht ohne weiteres mit der der Thorakalbeine verglichen werden darf. Die Segmentierung der Kiemen ist vielmehr eine rein oberflächliche Kerbung. Die Cuticula ist überall gleich dick ausgebildet. Eine Unterscheidung von segmentalen und intersegmentalen Zonen ist nicht möglich.

Folgende Muskeln sind für die Bewegung der Kiemen verantwortlich (Abb. 4):

Der dorsale Kiemenmuskel (dors. K.m.), von Seitz (1937) als Flexor bezeichnet. — Distale Insertion an der Grenze zwischen erstem und zweitem Kiemensegment, dorsal. Verläuft durch das erste Kiemensegment und durch den lateralen Segmentwulst caudalwärts. Proximale Insertion an der caudalen Abdomen-Segmentgrenze, ventral.

Wirkung: Zieht die vier äussern Kiemensegmente zum Körper hin, bei stärkerer Kontraktion auch Anziehen der gesamten Kieme zum Abdomen.

Der ventrale Kiemenmuskel (ventr. K.m.) = Extensor (Seitz). — Distale Insertion an der Grenze zwischen erstem und zweitem Kiemensegment, ventral. Verläuft durch das erste Kiemensegment, wo er an verschiedenen Stellen mit schwachen Seitenfasern an der Cuticula angreift, und durch den lateralen Segmentwulst cephalwärts. Proximale Insertion an der cephalen Abdomen-Segmentgrenze, ventral.

Wirkung: Bei stärkerer Kontraktion, zusammen mit dem gr. Kb.m., Entfernen der ganzen Kiemen vom Körper (Spreizen der Kieme).

Der grosse Kiemenbasismuskel (gr. Kb.m.). — Distale Insertion am Cuticula-Wulst, am Uebergang des ersten Kiemensegmentes in den lateralen Segmentwulst. Verläuft parallel dem ventralen Kiemenmuskel und inseriert unmittelbar neben diesem an der cephalen Abdomen-Segmentgrenze.

Wirkung: Abspreizen der gesamten Kieme.

Die kleinen Kiemenbasismuskeln (kl. Kb.m.). — Insertion seitlich am Cuticula-Wulst, am Uebergang des ersten Kiemensegmentes in den Lateralwulst. Sie verlaufen in mehreren feinen Strängen vertikal auf die Ventralseite des Wulstes.

Wirkung: Heben der Kieme (?).

Die genaue Wirkungsweise dieser verschiedenen Kiemenmuskeln ist im übrigen sehr schwer zu ermitteln. Es scheint ihnen ganz allgemein geringe Bedeutung zuzukommen. Es ist auch auffällig, dass Atembewegungen, die die Tiere im sauerstoffarmen Wasser oder nach Aethernarkose ausführen, nie durch die einzelnen Kiemen, sondern immer durch das ganze Abdomen ausgeführt werden.

Als ein weiteres, ausserordentlich auffallendes Element der Kiemenregion seien die Oenocyten erwähnt, die nur in den sieben kiementragenden Abdominalsegmenten vorkommen. Auf jeder Körperseite, unmittelbar unter der Kiemenbasis, hängen im Lateralwulst traubige Gruppen von zehn bis zwölf grossen Zellen. Sie werden von den Endigungen einer Trachee umsponnen, die von der caudalen lateralen Trachee abzweigt und hängen von dieser zusammengehalten, frei in der Haemolymphe ; sie sind nicht, wie Seitz zu beobachten glaubte, „im Fettkörper". Es kann höchstens vorkommen, dass bei fettreichen Tieren sich Fettlappen zwischen die Oenocyten drängen und diese teilweise einschliessen.

Die Oenocyten können bei nicht zu fettreichen Larven schon bei geringer Vergrösserung als rötlich gefärbte Kügelchen in der Kiemenbasis gesehen werden.

Das bei der metamorphosereifen Larve reichlich vorhandene Fett hängt in grossen, lappigen Komplexen zusammen und schiebt sich ohne bestimmte Anordnung zwischen die anderen Organe. Es ragt auch regelmässig ein dünner Fettlappen bis ins erste Kiemensegment. Er endigt immer vor der Grenze des ersten und zweiten Kiemensegmentes.

Die Kiemen sowie die nicht durch andere Organe beanspruchten Regionen des Abdomens sind mit Haemolymphe angefüllt, in der zahlreiche Blutzellen schwimmen, deren Zahl zu Beginn der Metamorphose stark zunimmt, die aber nach der pupalen Umstimmung (siehe S. 29) bis zum Schlüpfen der Imago fast vollständig verschwinden. Die Haemolymphe fliesst im Lateralwulst ruckweise caudalwärts. In der Kieme selbst konnte, trotz intensiver Lebendbeobachtung, keine Bewegung der Körperflüssigkeit festgestellt werden.

Die freien Blutzellen sind 5—10 μ gross, rund oder oval, mit rundem Kern. Von einer morphologischen Unterteilung der Blutzellen soll hier abgesehen werden, da zwischen den einzelnen zu unterscheidenden Typen alle Uebergänge bestehen und keine funk-

tionellen Unterschiede festgestellt werden konnten. Ausserdem sind die Beschreibungen der Blutzellen bei Insekten so vielfältig, dass nicht anhand der Kenntnis des Blutbildes anderer Formen Rückschlüsse gezogen werden können. (Von der reichen Literatur seien erwähnt: Berlese 1900 und 1901, Bruntz 1909, Cuénot 1895, Hollande 1928, Lazarenko 1925, Metalnikoff und Toumanoff 1930.)

Phase B: *Von der kritischen Periode bis zum Beginn der äusserlich sichtbaren Metamorphosevorgänge.*

Wie im Teil III dieser Arbeit näher ausgeführt wird, haben die experimentellen Untersuchungen ergeben, dass etwa vier Tage vor dem äusserlich sichtbaren Metamorphosebeginn von einer Zone, die wahrscheinlich in der Gegend des Metathorax und des ersten Abdominalsegmentes liegt, ein Wirkstoff abgegeben wird, der die Verwandlung der Larve zur Puppe auslöst und fördert. Der Beginn der Ausschüttung dieses Wirkstoffes in die Haemolymphe wird „kritische Periode" genannt.

Bis zum Beginn der äusserlich sichtbaren Vorgänge nehmen die Hypodermis und die Matrix der Tracheen an Dicke zu. Die Cuticula der Kieme und die Intima der Kiementrachee quellen auf.

Phase C: *Beginnende Retraktion der Kiementrachee in der Kiemenspitze* (Abb. 5 *a*).

Im äussersten Kiemensegment löst sich die Hypodermis von der Cuticula ab, während in den unteren Kiemensegmenten sowie am Lateralwulst noch keine Trennung erfolgt ist. Der gleiche Ablösungsvorgang geht in der Kiementrachee vor sich. Die gleichzeitig aufquellende Intima füllt in den peripheren Kiemenpartien das ganze Tracheenlumen aus. Nach der Ablösung der Intima von der Matrix zieht sie sich gegen die Kiemenbasis zurück und reicht nicht mehr bis zur Kiemenspitze. Die Intima der radialen Seitentracheen und -Tracheolen, welche mit dem zentralen Stamm zusammenhängt, wird mit diesem zurückgezogen. Dort, wo die Intima retrahiert ist, zerfällt die Matrix.

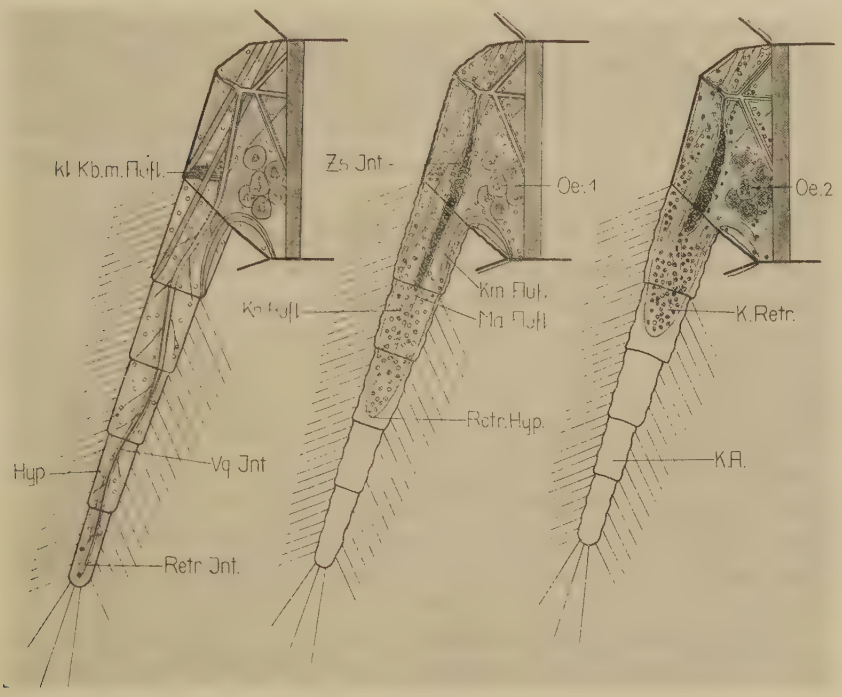
Das Sarcoplasma der drei grossen Kiemenmuskeln quillt auf. Die kleinen Kiemenbasismuskeln zerfallen schon jetzt und werden von den Blutzellen phagocytiert.

Die Oenocyten beginnen eine erste Sekretionsphase.

Der Fettkörper zeigt keine Veränderungen.

Phase D: *Retraktion des Kiemeninhaltes bis ins dritte Kiemensegment* (Abb. 5 *b*).

Die Hypodermis hat sich überall von der Cuticula abgelöst und zieht sich gegen die Basis zusammen. Das Tracheensystem der



a) *b*) Abb. 5. *c*)

Schema der Kiemenretraktion I.
a) Phase C, *b*) Phase D, *c*) Phase E.

a) Hyp. = Loslösung der Hypodermis von der Cuticula; kl. Kb. m. Aufl. = Zerfall der kleinen Kiemenbasismuskeln; Retr. Int. = Retraktionsspitze der Intima der Kiementrachee; Vq. Int. = Verquollene Intima.
b) Kn. Aufl. = Kiemennerv in Auflösung; Zs. Int. = Zusammengeschobene Intima der Kiementrachee; Oe. 1 = Oenocyten in der 1. Sekretionsphase; Km. Aufl. = Auflösung des distalen Ansatzes der Kiemenmuskeln; Ma. Aufl. = Matrix in Auflösung; Retr. Hyp. = Retraktionsspitze der Hypodermis.
c) Oe. 2 = Oenocyten in der 2. Sekretionsphase; K. Retr. = retrahiertes Kiemendivertikel; K. A. = Kiemenaussenraum, mit Flüssigkeit erfüllt.

Kieme ist in voller Auflösung. Die von der Matrix abgelöste Intima verquillt und wird gleichzeitig in die Kiemenbasis zusammengeschoben. Die Matrix zerfällt; einzig ihre Basalmembran kann sich noch eine Zeit lang als leerer Schlauch erhalten, in welchem zahl-

reiche, mit Geweberesten vollgepfropfte Phagocyten liegen. In den übrigen Tracheenstämmen, welche auch im Imaginalleben funktionell bleiben (cephale und caudale laterale, viscerale Tracheen, sowie alle andern des Abdomens), beginnt die Ablösung der Intima von der Matrix.

Gleichzeitig mit der Hypodermis haben sich die distalen Ansätze der beiden Kiemenmuskeln von der Cuticula abgelöst. Von der Ablösungsstelle aus beginnen Autolyse und Phagocytose.

Der grosse Kiemenbasismuskel ist noch intakt, doch sind seine Fibrillen gelockert. Die kleinen Kiemenbasismuskeln sind vollständig zerfallen. Es können nur noch von Phagocyten erfüllte Reste ihres Sarcolemms festgestellt werden.

Die Oenocyten stehen in der ersten Sekretionsphase.

Der Kiemenfettlappen wird mit der allgemeinen Retraktion des Kiemeninhaltes zum Lateralwulst zurückgedrängt.

Der Kiemennerv löst sich gleichzeitig mit der Tracheenmatrix auf, und seine Reste werden phagocytiert.

Phase E: *Retraktion des Kiemeninhaltes bis in das zweite Kiemensegment* (Abb. 5 *c*).

Die Phagocytose erreicht ihren Höhepunkt. Im ganzen Lumen des Lateralwulstes und im Stummel der Tracheenkiemen liegen zwischen den Organen dichtgedrängt Blutzellen, die fast alle Gewebereste phagocytiert haben.

Viele Hypodermiszellen zerfallen. Ihre Reste liegen zwischen den Blutzellen im Kiemenlumen. Die von Hypodermiszellen gebildete Wand des retrahierten Kiemendivertikels bleibt aber immer intakt, sodass keinerlei lebende Bestandteile in den mit Flüssigkeit erfüllten Kiemenaussenraum gelangen können. Die Zusammensetzung dieser Flüssigkeit konnte nicht erkannt werden.

Zu dieser Zeit beginnt an der mit larvo-imaginaler Potenz ausgestatteten Hypodermis des Lateralwulstes und des übrigen Abdomens, welche während des Metamorphoseschrittes von der Larve zur Puppe lediglich eine Häutung durchmachen, der Aufbau der pupalen Cuticula.

Der Abbau der Kiementrachee geht sehr rasch vor sich. Ihre Intima wird immer stärker gegen die Basis zusammengedrängt.

In den übrigen Körpertracheen hat sich die Intima überall von der Matrix abgelöst und verquillt etwas. Die Tracheenlumina

bleiben aber offen. An der Stigmenanlage beginnt die Abscheidung der pupalen Intima mit einer neuen Reuse, die nach dem Schlüpfen der Puppe funktionell wird.

Der Zerfall der Kiemenmuskeln schreitet basalwärts fort. Die Insertionen des grossen Kiemenbasismuskels haben sich ebenfalls von der Cuticula abgelöst und Autolyse und Phagocytose treten auch hier auf.

Die Oenocyten beginnen die zweite Sekretionsphase.

Der Kiemenfettlappen ist beinahe ganz in den Lateralwulst zurückgedrängt.

Die „pupale Umstimmung".

Die Retraktions- und Abbauvorgänge der larvalen Gewebe gehen rasch weiter. Wenn die Retraktion des Kiemeninhaltes bis ins erste Kiemensegment fortgeschritten ist, erfolgt ein tiefgreifender Umschwung im Ablauf des ganzen Prozesses, den ich die „pupale Umstimmung" nenne. Plötzlich werden sämtliche Abbauvorgänge, ob völlig beendet oder nicht, abgebrochen. Die Phagocyten, die vorher in dichter Anhäufung das ganze Lumen des Lateralwulstes angefüllt hatten, verschwinden sehr rasch. Es sind noch weiterhin zahlreiche Blutzellen vorhanden, die aber keine Einschlüsse mehr haben. Die gesamte nun folgende Weiterentwicklung ist daraufhin gerichtet, in kurzer Zeit die Puppe fertig zu bauen, die 1½—2 Tage später schlüpfen muss.

Phase F: *Retraktion des Kiemeninhaltes bis in das erste Kiemensegment* (Abb. 6 *a—c*).

Die Retraktion der larvalen Tracheenkieme ist zur Zeit der pupalen Umstimmung nicht immer gleich weit fortgeschritten. Der Retraktionsstummel kann noch beträchtlich lang sein und bis an die Grenze zwischen dem ersten und zweiten Kiemensegment reichen (Abb. 6 *a*). Meistens endet er etwa in der Mitte des ersten Segmentes (*b*), oder er ist sogar vollständig abgebaut worden (*c*). Unabhängig von diesen Differenzen bildet sich über dem Stummel eine Abschlusshypodermis, die, wie die übrige Hypodermis des Abdomens, sofort eine pupale Cuticula abscheidet. Die Matrix der Körpertracheen bildet die pupale Intima. Die ganze Kiementrachee ist in den Lateralwulst zusammengedrängt und wird dort von einem Rest der larvalen Matrix umschlossen.

Der Stand des Abbaus der Kiemenmuskeln ist ebenfalls stark davon abhängig, wieweit im Zeitpunkte der pupalen Umstimmung die gesamte Entwicklung fortgeschritten war. Die noch vorhandenen Reste sind zum Teil durch Fett, das in vermehrtem Mass in den Lateralwulst eindringt, aus ihrer ursprünglichen Lage verdrängt worden und sind nicht immer leicht zu erkennen. Der

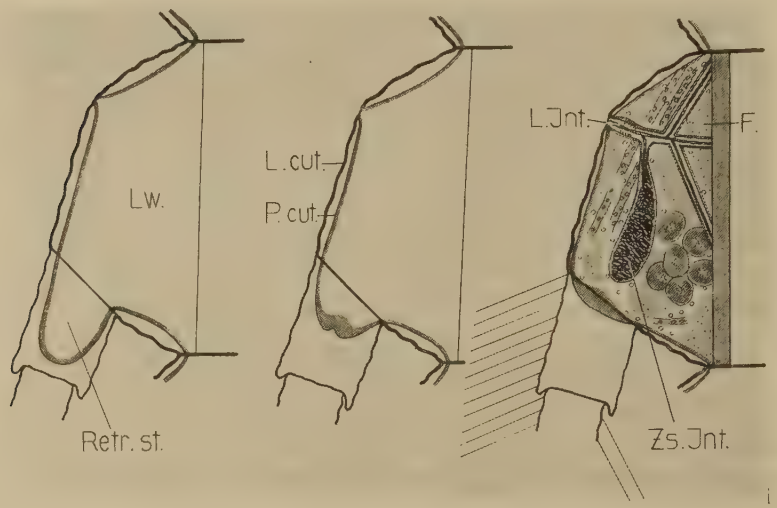


Abb. 6. — Schema der Kiemenretraktion II.
Phase F: Differenzen in der Retraktion des Kiemeninhaltes bei der pupalen Umstimmung.

a) Langer Retraktionsstummel.
b) Kurzer Retraktionsstummel.
c) Vollständige Retraktion.

Retr. St. = Retraktionsstummel der Larvenkieme; Lw. = Lateralwulst; L. cut. = Larvencuticula; P. cut. = Puppencuticula mit Hypodermis; F. = Fett; L. Int. = abgelöste larvale Tracheenintima; Zs. Int. = im Lateralwulst zusammengepresste Intima der Kiementrachee.

Abbau des grossen Kiemenbasismuskels ist stets am unvollständigsten.

Die Oenocyten beendigen noch vor dem Schlüpfen der Puppe ihre zweite Sekretionsphase.

Der Kiemennerv kann im Lateralwulst nicht mehr festgestellt werden.

Die Zahl der Blutkörperchen nimmt stark ab. Die Phagocyten sind fast vollständig verschwunden.

Im Innern des Lateralwulstes geschieht nichts mehr von Bedeutung. Die pupale Auskleidung der Tracheen und die Puppencuticula werden fertiggestellt, sodass wenig später die Larvenhaut aufgebrochen wird und die weichhäutige, weissliche Puppe schlüpfen kann.

b) Das Puppenstadium.

Da die Dauer des Puppenstadiums weitgehend konstant ist, erfolgt die Unterteilung durch Angabe der Tage seit dem Schlüpfen der Puppe.

Die frischgeschlüpfte Puppe (Abb. 7 *a*).

Sofort nach dem Schlüpfen geht in der Puppe der autolytische Abbau der Reste der larvalen Organe weiter, nachdem diesbezüg-

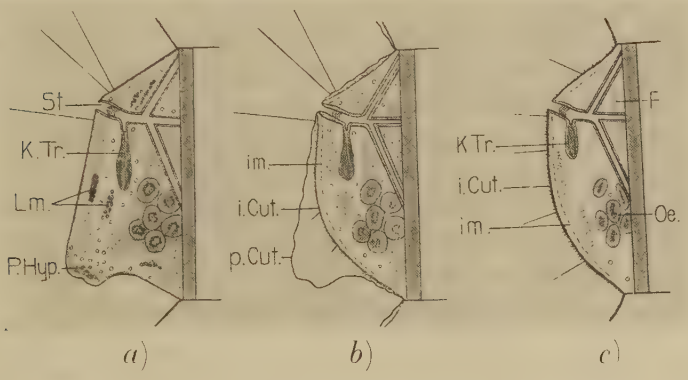


Abb. 7. — Schema der Kiemenretraktion III.

a) Frisch geschlüpfte Puppe.
b) 3 Tage alte Puppe.
c) Imago.

St. = funktionelles Stigma; K. Tr. = Rest der Kiementrachee; Lm. = Rest der larvalen Kiemenmuskeln; P. Hyp. = sich autolytisch auflösende Hypodermis des Retraktionsstummels; im. = laterale, dorsoventrale Muskelschicht; p. Cut. = pupale Cuticula; i. Cut. = imaginale Cuticula; F. = Fett; Oe. = Oenocyten.

lich seit der pupalen Umstimmung nichts mehr geschehen ist. Phagocytose kann während des Puppenstadiums nicht mehr beobachtet werden. Die noch vorhandenen Reste larvaler Organe werden autolytisch abgebaut. In den eventuell noch vorhandenen Stummeln der Tracheenkieme zerfällt die sich von der Cuticula ablösende hypodermale Abschlusschicht. Um die Stigmenöffnung ist ein Kranz von Haaren entstanden. Gleichzeitig mit der Puppenhäutung wurde

die abgelöste, larvale Intima durch das Stigma hinausgezogen. Dieses ist jetzt offen und funktionell. Bei dieser Tracheenhäutung wurde auch die im Lateralwulst zusammengepresste Intima der Kiementrachee entfernt. Die larvale Matrix, die diese Reste umschlossen hatte, sackt zusammen und zerfällt teilweise. Das Schaltstück, das eine pupale Intima abgesondert hat, bleibt bestehen.

Die noch vorhandenen Muskelreste lösen sich auf. Ein Teil der ehemaligen Muskelkerne bildet mit zerfallenem Plasma neue Zellen, die in die Körperflüssigkeit gelangen.

Die Oenocyten verändern sich nicht.

Puppe, dritter Tag (Abb. 7 *b*).

Der bei der Larve deutlich abgegrenzte Lateralwulst verflacht sich. Die Grenzen zwischen den einzelnen Abdomensegmenten erscheinen dadurch nicht mehr so stark eingeschnürt wie früher.

Die bei der jungen Puppe noch meist deutlich erkennbaren Kiemenstummel sind vollständig abgebaut worden. Die Hypodermis hat sich überall von der Puppencuticula abgelöst und beginnt schon die Abscheidung der Imaginalcuticula.

Zur Zeit der Trennung der Hypodermis von der Puppencuticula erscheinen im ganzen Lateralwulst, ausser an den Segmentgrenzen, unmittelbar unter der Hypodermis, kleine Zellen, die sich als imaginale Myoblasten erweisen. Sie strecken sich und bilden nach und nach eine dünne, dorso-ventrale Muskelschicht.

Die Tracheen machen während des Puppenstadiums wieder eine Häutung durch. Die Reste der Matrix, die die zusammengeschachtelte Intima der Kiementrachee umschlossen hatten, werden nicht ganz abgebaut und bleiben als Anhängsel, mittels eines kurzen, offenen Schaltstückes, an der Stigmentrachee befestigt. Vom dritten Puppentage an wird die pupale Intima abgestossen, um bald durch die imaginale ersetzt zu werden.

Die Reste der Kiemenmuskeln sind vollständig verschwunden.

In den Fettlappen runden sich die Fettzellen ab. Einzelne von ihnen gelangen in die Körperflüssigkeit und werden im Körper herumgeschwemmt. Die meisten bleiben aber in lockerem Verbande beisammen.

Die Oenocyten nehmen an Grösse etwas ab (im Schema nicht erkennbar).

Die Zahl der Blutzellen verringert sich weiterhin.

Die Imago (Abb. 7 *c*).

Durch das starke Wachstum der Geschlechtsorgane im Abdomen werden die Segmentgrenzen noch mehr verwischt, der Lateralwulst wird gedehnt und dadurch nahezu ausgeebnet.

Die imaginale Cuticula ist dünn. Die Exocuticula bildet viele falsche Haare, ausserdem in grösseren Abständen echte Haare. Die Hypodermis hat sich ca. seit dem vierten Puppentage dicht mit braunen Pigmentkörnern angefüllt, die dem Abdomen die dunkle Farbe geben. Die unter der Hypodermis gelegene, vertikale Muskelschicht ist fertig ausgebildet.

Die Tracheen, vor allem die Stigmentrachee, haben sich geweitet und sind von einer dunkel gefärbten Intima ausgekleidet. Auch im Rest der Kiementracheen wurden stellenweise unregelmässige Intimateile abgesondert, welche an ihrer dunklen Farbe, gegenüber den gelblichen Resten der larvalen Intima, erkennbar sind.

Das Fett ist im Laufe der letzten Puppentage beinahe verschwunden. Die Reste der vorher so mächtigen Fettlappen liegen als Komplexe schmächtiger Zellen an der Abdomenwand.

Die Oenocyten haben an Grösse abgenommen und werden oft durch andere Organe zusammengedrängt. Sie werden von zahlreichen Tracheen umsponnen.

Die Blutzellen sind beinahe verschwunden.

3. Histologie des Kiemenabbaus.

Nachdem der Kiemenabbau in seinem Hauptverlauf geschildert worden ist, soll nun hier auf die verschiedenen histologischen Einzelheiten, die während dieser Zeit in den Kiemengeweben beobachtet werden können, näher eingegangen werden.

Die Schilderung erfolgt nach Gewebekategorien gesondert, unter Befolgung derselben Phaseneinteilung.

a) Hypodermis und Cuticula.

Die larvale Kiemenhypodermis.

Phase A.

Die Hypodermis bildet in der Kieme ein sehr dünnes, syncytiales Epithel von ca. 3 μ Dicke. Ihr Plasma ist gekörnelt und hat hier und da unregelmässige Vakuolen. Die Kerne liegen regelmässig

verteilt und haben zahlreiche Chromatinkörner. Sie sind rund und plattgedrückt. Die Cuticula ist ebenfalls nur 3—5 μ dick. Sie ist zweischichtig: Unter einer schwach braun gefärbten Exocuticula liegt eine farblose, parallel der Oberfläche geschichtete Endocuticula. Bei der Azanfärbung wird die Exocuticula rot, die Endocuticula dunkelblau gefärbt.

Im Gegensatz zu den Beobachtungen von Seitz konnte ich bei meinen Larven in der Kiemenhypodermis nie „unregelmässig geformte Pigmentkörner" feststellen. Es war dies auch nicht zu erwarten, da die Kiemen durchscheinend und ganz farblos sind. Auch Perfiljev (1922) beschreibt eine pigmentierte Kiemenhypodermis. Fundorte: Seitz in der Umgebung von Berlin, Perfiljev bei Leningrad. Da sich auch die Larven vom Sempachersee von denjenigen von Neuweg in bezug auf die Intensität der Pigmentierung stark unterscheiden (siehe S. 8), scheint es sich hier um eine geographische Rassenbildung zu handeln. Die auffälligsten Differenzen sind bei der Larve sichtbar und verschwinden später bei der Imago wieder.

Die an der Kieme stehenden Haare werden durch mehrere Zellen gebildet, deren Plasma nicht sichtbar getrennt ist. Diese trichogenen Zellen bilden eine gemeinsame Vakuole, die sich in den zentralen Hohlraum des Haares fortsetzt. Das Haar sitzt in einer Chitin-Alveole. An die Basis der trichogenen Zellen tritt eine Nervenfaser, die aus dem in der Nähe der Kiementrachee verlaufenden Kiemennerv stammt.

Der Aufbau der Haare und der trichogenen Zellen legen es nahe, in diesen Gebilden Sinnesorgane zu vermuten, die auf die durch Aussenströmungen und Schlammerschütterungen verursachten Reize ansprechen dürften.

Phase B.

In der an Dicke zunehmenden Hypodermis runden sich die Kerne ab. Im Plasma erscheinen zahlreiche unregelmässige Vakuolen. Die Oberfläche der Cuticula ist schwach gefältelt und aufgequollen. Hypodermis und Cuticula liegen noch aneinander.

Phase C.

Als erster Schritt zum Abbau des Kiemeninhaltes hat sich die Hypodermis von der Cuticula getrennt. Die Trennung scheint

dadurch ausgelöst zu werden, dass der Druck in den Kiemen abnimmt, wodurch sich die Hypodermis nach innen zusammenzieht. Ausserdem muss mit der Abscheidung einer Exuvialflüssigkeit gerechnet werden, die die Trennung der Schichten ermöglicht.

An der Kieme und am übrigen Abdomen gibt es keine hypodermalen Drüsen, deren spezielle Aufgabe es wäre, Exuvialflüssigkeit abzusondern. Sie wird demnach wohl von sämtlichen Hypodermiszellen abgegeben.

Die Kiemenhypodermis nimmt an Dicke bis auf 8 μ zu, sodass sich die Kerne vollständig abrunden können. Das Chromatin der Kerne hat sich auf wenige, meist randständige Körner konzentriert. Im Innern der Kerne ist oft ein Nucleolus sichtbar. Die Cuticula ist aufgequollen und hat sich in Falten gelegt. Die Auflockerung ist speziell in der Endocuticula stark. Die ehemaligen trichogenen Zellen fallen als dichte Plasmaklumpen auf. Der Abbau der Kiemenhypodermis hat noch nicht begonnen. Blutzellen dringen in grosser Zahl von der Basis her in die Kieme ein. An einigen wenigen Stellen wurden Blutzellen in Plasmavakuolen der Hypodermis gefunden. Diesem Vorgang kommt aber keine grössere Bedeutung zu, weil es sich nur um vereinzelte Zellen handelt, in denen nie Spuren aktiver Phagocytose beobachtet wurden. Es zeigt aber immerhin, dass die Basalmembran der Hypodermis, die vorher eine durchgehende Trennungsschicht zwischen der Hypodermis und dem Kiemen-Innenraum bildete, schon stellenweise undicht ist.

Phase D.

Durch das rasche Zusammenschieben des Kiemeninhaltes gegen die Kiemenbasis wurden die Hypodermiszellen zu einem Zylinderepithel zusammengepresst. Stellenweise werden jetzt die Zellgrenzen schwach sichtbar.

Die Hypodermiszellen zeigen zweierlei Verhalten: Ein Teil derselben bildet eine Abschlusschicht zwischen Kiemenaussen- und Innenraum. Diese Schicht ist immer lückenlos, sodass keine lebenden Bestandteile in den stets leeren Aussenraum gelangen können. Die Kerne dieser Zellen sind klein und haben verteiltes Chromatin; ihr Plasma ist dicht und syncytial. Der übrige, grössere Teil der Zellen liegt innerhalb dieser Abschlusschicht. Ihr Plasma ist zusammengeballt, und ihre Kerne sind in Auflösung. Ein Teil dieser Zellen

zerfällt schon jetzt vollständig und Plasmaklumpen fallen ins Kiemeninnere, wo sie von Blutzellen phagocytiert werden. In den peripheren Teilen der Kieme geht dieser Zerfall so rasch, dass die Blutzellen nicht in der Lage sind, alle Abbauprodukte aufzunehmen, sodass sie sich anhäufen, während in den basaleren Partien, wo der Abbau noch nicht so intensiv ist, die ausgestossenen Zellteile durch die Blutzellen bewältigt werden können. Die Tätigkeit der Blutzellen beschränkt sich streng auf die Aufnahme von Zellteilen,

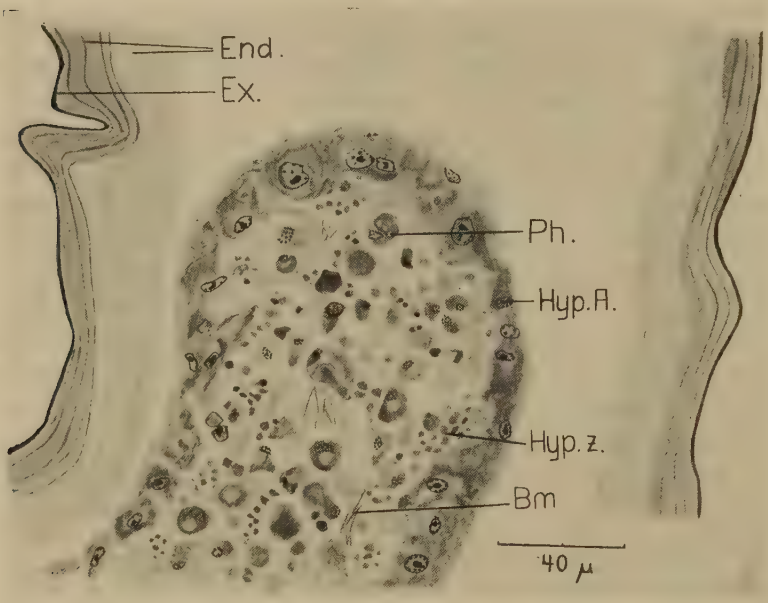


Abb. 8.

Phase E: Spitze des Retraktionsstummels in der Tracheenkieme.

End. = Endocuticula (aufgequollen); Ex. = Exocuticula; Ph. = Phagocyte; Hyp. A. = Hypodermale Abschlusschicht; Hyp. z. = ins Kiemeninnere zerfallende Hypodermiszelle; Bm. = leere Basalmembran, Rest der Kiementrachee.

die ins Kiemeninnere gefallen sind. Ein aktives Auseinandersprengen der Gewebe und Zellen findet nicht statt.

Die Cuticula lockert sich, wohl unter dem Einfluss der Exuvialflüssigkeit, weiter auf. Die Schichten der Endocuticula blättern auseinander. Hier machen sich von Tier zu Tier beträchtliche Unterschiede bemerkbar, die sich bis zur Puppenhäutung erhalten.

Auch dann können im Grad der Auflösung der Cuticula noch beträchtliche Unterschiede festgestellt werden.

Phase E (Abb. 8).

Die in der Phase D geschilderten Abbauvorgänge sind noch intensiver. Im Kiemeninnern, vor allem in der Spitze des Retraktionsstummels, liegen zahlreiche Klumpen ausgestossenen Plasmas und kleine, dunkel gefärbte Körnchen: Reste zerfallener Hypodermiskerne. Die zahlreich vorhandenen Blutzellen zeigen fast alle Einschlüsse aufgenommener Abbauprodukte. Die noch vorhandenen Hypodermiszellen, vor allem solche der äussern Trennungsschicht, bilden nun wieder ein deutliches, einschichtiges Epithel.

Phase F.

Bis zur pupalen Umstimmung gehen die Abbauprozesse intensiv weiter, werden dann aber plötzlich abgebrochen. Der nun einsetzende Aufbau der pupalen hypodermalen Abschlusschicht ist abhängig vom Stand der Retraktion zur Zeit der Umstimmung (vergl. Abb. 6 *a*, *b*, *c*).

Mit der Umstimmung ändert sich auch das Blutbild vollständig. Die Einschlüsse von zerfallenem Gewebe, die in der Phase E in fast jeder Blutzelle festgestellt werden können, verschwinden sehr rasch. Die Zahl der Blutzellen in den Kiemen nimmt ab.

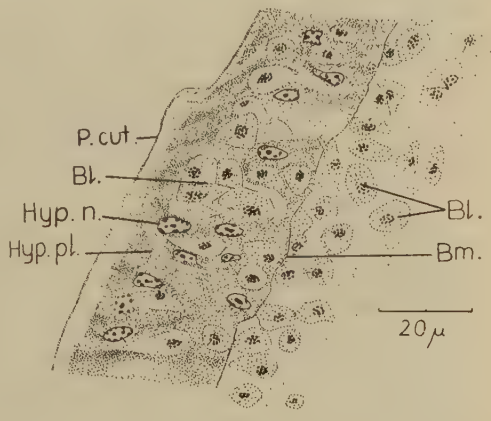


Abb. 9.

Phase F: Aufbau der Abschlusschicht über dem Retraktionsstummel nach der pupalen Umstimmung.

Bl. = Blutzellen; Hyp. n. = Kern der Hypodermis; Hyp. pl. = Hypodermisplasma; P. cut. = Puppencuticula; Bm. = Basalmembran.

Die verbleibenden Blutzellen sind rund, mit kleinem Kern und körnigem, stark eosinophilem Plasma.

Meistens ist nach der pupalen Umstimmung noch ein kleiner Stummel als Rest der Tracheenkieme vorhanden. Hier erfolgt die

Konstituierung des vorläufigen Abschlusses der Hypodermis aus zwei Elementen:

a) aus den Zellen, die während der Abbauperiode die Abschlussschicht gebildet hatten, also larvales Material;

b) aus Blutzellen aus dem Kiemeninnern.

Bei einem kurz nach der pupalen Umstimmung fixierten Tier ergibt sich folgendes Bild (Abb. 9):

Das Plasma der Hypodermiszellen ist stark basophil. Ihre Kerne sind gross, mit wandständigem Chromatin und einem oder mehreren Nucleoli.

Zwischen dem Plasma der Hypodermiszellen liegen einzeln oder gruppenweise eingedrungene Blutzellen mit noch körnigem, eosino-

Abb. 10.

Phase F: Abschluss des Retraktionsstummels kurz vor dem Schlüpfen der Puppe.

Bl. n. = Kerne, die von Blutzellen herstammen.
Uebrige Bezeichnungen wie Abb. 9.

philem Plasma und kleinen Kernen. Beide Elemente sind schon durch eine gemeinsame Basalmembran von den im Innern des Retraktionsstummels liegenden Blutzellen getrennt. Die Abscheidung der pupalen Cuticula hat begonnen. Die Konstituierung der hypodermalen Abschlusschicht über dem Rest der ehemaligen Tracheenkieme beginnt zuerst in der Nähe des Lateralwulstes und erst etwas später an den übrigen Teilen des Stummels, zuletzt an dessen Spitze, die sich nach innen eindellt (Abb. 11 *b*).

Kurz vor dem Schlüpfen der Puppe hat das gesamte Plasma eine wabige Struktur und ist einheitlich stark basophil (Abb. 10). Die

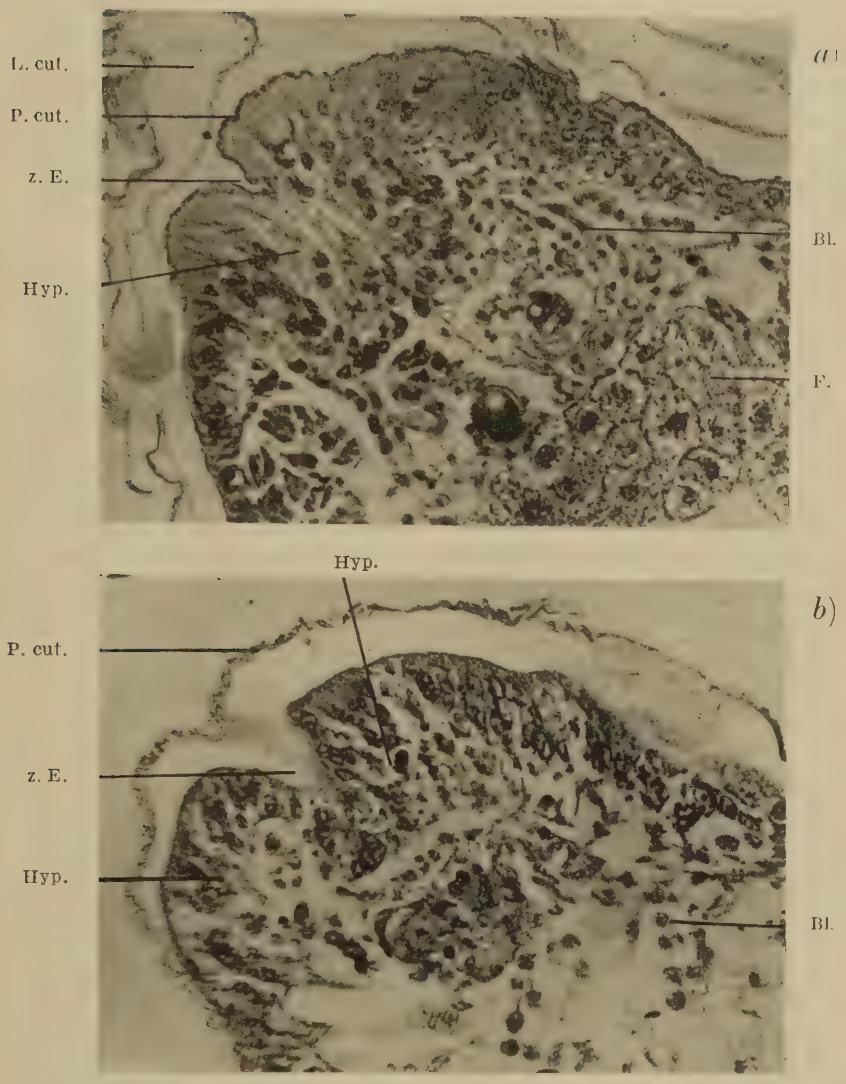


Abb. 11.

Kiemenretraktionsstummel:

a) Vor der Puppenhäutung.
b) Unmittelbar nach der Puppenhäutung.

(Mikrophoto.) Vergrösserung: *a*) 300 ×, *b*) 460 ×.

z. E. = zentrale Eindellung des Retraktionsstummels; Hyp. = Hypodermis; Bl. = Blutzellen.

Uebrige Bezeichnungen wie auf Abb. 6.

Kerne verändern sich nur wenig, sodass auch jetzt noch die von der Hypodermis und die von den Blutzellen herstammenden teilweise unterschieden werden können.

Im Retraktionsfalle *a*), mit langem Stummel, konnte keine so intensive Beteiligung der Blutzellen am Aufbau der pupalen Abschlusschicht beobachtet werden, sodass sie in erster Linie von aus der Larve stammenden Hypodermiszellen gebildet wird.

Fall *b*), mit einem Retraktionsstummel von mittlerer Länge, wie er oben beschrieben wurde, mit starker Beteiligung der Blutzellen, zeigt auch Abbildung 11 *a*, hier mit der typischen Eindellung in der Spitze.

Im Falle *c*), vollständige Retraktion, ist der Abschluss mit weniger Aufwand herzustellen und die Aufbauprozesse beschränken sich auf das Zentrum der hier nur noch kleinen, scheibenförmigen Retraktionsfläche. Die Beteiligung der Blutzellen ist gering.

Der Aufbau der Abschlusshypodermis ist also im Prinzip überall gleich. Die an die larvo-imaginale Hypodermis des Lateralwulstes anschliessenden Zellen bilden ein einschichtiges Epithel, das sich zentral, ausser im Falle *a*), zu einer mehrschichtigen, syncytialen Zellanhäufung verdickt.

Bis zum Schlüpfen der Puppe wird die pupale Cuticula noch etwas verdickt, bleibt aber über dem Retraktionsstummel immer sehr dünn (2—3 μ dick).

Die Vorgänge während des Puppenstadiums.

Sofort nach dem Schlüpfen der Puppe beginnt die Auflösung der aus larvalem Material bestehenden pupalen Abschlusschicht (Abb. 11 *b*). Im Plasma bilden sich Zusammenballungen, ein Teil der Kerne zerfällt. Die Abbauprodukte fallen nach der Auflösung der Basalmembran ins Hæmocœl, wo sie sich auflösen. Die nicht zerfallenden Zellen trennen sich ihrer Herkunft gemäss zu Blut- und Hypodermiszellen. Die Blutzellen verteilen sich im Hæmocœl, die Hypodermiszellen bilden wieder ein einschichtiges Epithel, das vom dritten Puppentage an die imaginale Cuticula abscheidet. Infolge dieses Abbaus verschwinden die noch vorhandenen Reste der Kiemenstummel vollständig. Die neue Abschlusschicht, deren Zellen also von der Kiemenhypodermis der Larve übernommen wurden, bildet die imaginale Hypodermis über der ehemaligen Kiemenöffnung. Sie verhält sich in ihrer weiteren Entwicklung gleich wie die larvo-imaginale Hypodermis.

Zusammenfassung.

Die Hypodermis der Tracheenkiemen zerfällt bis zur pupalen Umstimmung fast vollständig durch Autolyse. Die ins Kiemenlumen gefallenen Abbauprodukte werden durch Blutzellen phagocytiert. Die übrigbleibenden Hypodermiszellen bilden mit eingewanderten Blutzellen nach der pupalen Umstimmung die Abschlussschicht über dem Retraktionsstummel der Kieme und scheiden dort die pupale Cuticula ab. Die Art des Aufbaus dieser Schicht ist abhängig von der Dimension des von der Larve übernommenen Kiemenrestes.

Nach dem Schlüpfen der Puppe zerfällt die Abschlusschicht wieder, indem sich ein Teil der Zellen autolytisch auflöst, die restlichen sich wieder in Blutzellen und Hypodermiszellen trennen. Letztere bilden eine einschichtige Hypodermis, die die imaginale Cuticula abscheidet.

Die Mehrzahl der Hypodermiszellen der Larvenkieme sind also rein larval. Einige können sich aber durch die Metamorphose hindurchretten und bilden die Hypodermis an der Stelle, wo früher die Kiemen gestanden hatten.

Die larvo-imaginale Hypodermis.

Ausser an den deutlich umschriebenen Stellen der ausgesprochen larvalen Organe (Tracheenkiemen und Schwanzfaden), die während der Metamorphose vollständig abgebaut und an einigen Partien des Abdomenendes, wo die Geschlechtsanhänge aus Imaginalanlagen aufgebaut werden, ist die gesamte Hypodermis des Abdomens ihrer Bestimmung nach larvo-imaginal. Die sich in diesem Gewebe abspielenden Vorgänge seien an der Hypodermis des Lateralwulstes verfolgt (Abb. 12 *a*—*e*).

Von der Larve bis zum Schlüpfen der Puppe.

Der Aufbau der larvo-imaginalen Hypodermis ist demjenigen der larvalen völlig analog. Am Lateralwulst ist die Cuticula dicker als an der Kieme und besitzt eine Mächtigkeit von 8—10 μ (Abb. 12 *a*). Die Kerne sind etwas abgeplattet und haben verteiltes Chromatin. Im Plasma liegen zonenweise mehr oder weniger dicht braunschwarze Pigmentkörner. Die Intensität der Pigmentierung variiert individuell sehr stark, je nach der Intensität des Zeichnungsmusters. Die Cuticula ist glatt und trägt weder Borsten noch Haare.

Beim Uebergang zur Puppe machen diese larvo-imaginalen Teile der Körperwand eine gewöhnliche Häutung durch. Gleich zu Beginn der Metamorphose nimmt die Dicke der Hypodermis auf ca. 10 μ zu. In der Phase D, wenn die Abbau- und Retraktionsprozesse in der Kieme schon in vollem Gange sind, löst sich die Hypodermis von der Cuticula ab und sinkt etwas in die Tiefe. In der abgelösten

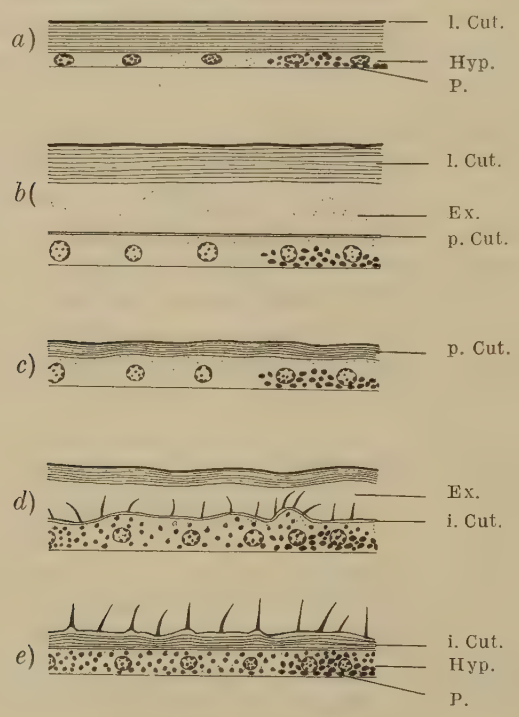


Abb. 12.

Verhalten der larvo-imaginalen Hypodermis während der Metamorphose. (Schema.)

l., p., i. Cut. = larvale, pupale, imaginale Cuticula; Hyp. = Hypodermis; Ex. = Exuvialraum; P. = Pigmentkörner.

Cuticula treten die gleichen Quellungserscheinungen auf wie in der Kiemencuticula.

Schon kurz vor der pupalen Umstimmung, vor allem aber nachher, wird die pupale Cuticula abgeschieden (Abb. 12 *b*). Sie ist bedeutend dünner als die larvale (3—4 μ dick) und schwach gewellt. Ausser um die Stigmenöffnung, wo einige echte Haare von beträcht-

licher Länge ausgebildet werden, trägt auch sie weder Borsten noch Haare.

Puppe—Imago.

Die Cuticula der frisch geschlüpften Puppe besteht wieder aus einer hellbraunen Exo- und einer ungefärbten, geschichteten Endocuticula (Abb. 12 *c*). Die Hypodermis bleibt ca. 10 μ dick und gleich wie in der Larve zonenweise pigmentiert. Das Plasma ist homogen, stellenweise gegen aussen etwas verdichtet.

Schon am Ende des ersten Puppentages löst sich die Hypodermis von der Cuticula ab. Auflösungserscheinungen, wie bei der larvalen Cuticula, treten nur schwach auf. Am Ende des zweiten und zu Beginn des dritten Puppentages erscheinen überall in der Hypodermis feine, hellbraune Pigmentkörner, die in den folgenden Tagen rasch dunkler werden.

Vom dritten Puppentage an wird die imaginale Cuticula abgeschieden (Abb. 12 *d*). Am vierten Puppentage sind schon überall die zahlreichen, von der Exocuticula gebildeten unechten Haare zu erkennen. Ausserdem entstehen in regelmässiger Verteilung einzelne echte Haare. Die imaginale Cuticula wird stark gefältelt angelegt, vor allem bei den Weibchen, sodass eine spätere Volumenzunahme des Abdomens, verursacht durch die gewaltige Eientwicklung, ohne weiteres möglich ist.

Nach dem Schlüpfen der Imago (Abb. 12 *e*) hat die Hypodermis eine Dicke von 6—8 μ. Sie ist stark pigmentiert. Das Pigment besteht aus kleinen, dunkelbraunen Körnern, die während der Puppenperiode gebildet wurden, und dazu zonenweise aus braunschwarzen, grösseren Pigmentkörnern, die von der Larve unverändert übernommen wurden. Die Pigmentierung kann so dicht werden, dass die Hypodermiskerne nicht mehr sichtbar sind. Die Mächtigkeit der Cuticula schwankt stark. Die Exocuticula ist auch hier hellbraun gefärbt und bildet viele falsche Haare. Die Endocuticula ist ungefärbt und geschichtet. Die echten Haare, die nur klein bleiben, werden durch trichogene Zellen gebildet, die wie die übrigen Hypodermiszellen pigmentiert sind.

Zusammenfassung.

Die larvo-imaginale Hypodermis macht während der Metamorphose keinerlei Verwandlungen, sondern lediglich zwei Häutungen

durch. Im Puppenstadium treten im Plasma braune Pigmentkörner auf. Die zonenweise vorhandene larvale Pigmentierung wird unverändert übernommen. Die pupale Cuticula wird nur schwach ausgebildet, die imaginale, die zahlreiche falsche Haare bildet, etwas stärker; doch steht sie an Mächtigkeit hinter derjenigen der Larve zurück.

Ein Ausstossen einzelner Hypodermiszellen oder von Plasmateilen findet nicht statt. Während der gesamten Vorgänge sind in der Hypodermis keine Zellgrenzen sichtbar, auch konnten nie Zellteilungen beobachtet werden.

Das Verhalten der Hypodermis während der Metamorphose bei anderen Insekten.

Die Metamorphosevorgänge in der Hypodermis wurden bis jetzt nur bei wenigen Insekten untersucht.

Bei den *Diptera* wird sie phagocytiert und durch eine imaginale Hypodermis, die schon in der Larve in Imaginalanlagen angelegt wurde, ersetzt (Pérez bei *Calliphora*, Robertson bei *Drosophila*).

Bei den *Lepidoptera* bleibt die larvale Hypodermis erhalten, doch werden sowohl in der Vorpuppenphase wie auch im Puppenstadium Teile der Zellsubstanz ins Innere der Larve abgestossen, sodass die Zusammensetzung der pupalen Hypodermis nicht gleich der larvalen, die imaginale nicht gleich der pupalen ist. Ausserdem vermehren sich die Zellen (Hufnagel bei *Hyponomeuta*).

Aehnlich verhält es sich nach Murray und Tiegs bei *Calandra (Coleoptera)*, wo ebenfalls Substanzabscheidung und Zellvermehrung beobachtet wurden.

Pojarkoff vermutet, dass die Zellen durch Abscheidung eines Teiles ihrer Substanz einen „Verjüngungsprozess" durchmachen. An der larvo-imaginalen Hypodermis von *Sialis* konnte weder Substanzabscheidung noch Zellvermehrung festgestellt werden. Sie geht nach zweimaliger Häutung und unter Ausbildung weiterer Pigmentkörner direkt in die Imago über. Die Hypodermis-Abschnitte hingegen, welche larvale Organe (Kiemen, Schwanzfaden) überziehen, werden durch Autolyse und Phagocytose vollständig abgebaut.

b) Die Tracheen des Lateralwulstes und der Kiemen.

Die larvale Kiementrachee.

Die Tracheen im Abdomen von *Sialis* haben den für die Insekten typischen Aufbau. Die Matrix ist dünn und vom Hæmocœl durch eine stark ausgebildete Basalmembran getrennt. Ihre Kerne sind rund und stark abgeplattet. Die Intima der Tracheen ist ca. 3 μ dick. Ihre Exocuticula bildet ins Tracheenlumen Verdickungen: den Spiralfaden. Die Tracheolen haben ein Lumen von 3—5 μ. Ihr Aufbau ist gleich wie derjenige der Tracheen, doch ist ihre Intima ungerillt.

Phase A.

Die Kiementrachee fällt durch ihr relativ weites Lumen auf. Der Hauptstamm endigt in der Spitze der Kieme, unmittelbar vor den trichogenen Zellen der Terminalhaare. Die von der Kiementrachee abzweigenden radiären Tracheen gabeln sich in mehrere Tracheolen, welche blind nahe der Hypodermis endigen, an welcher sie durch Ausläufer ihrer Basalmembran befestigt sind.

Phase B.

Vor Beginn der äusserlich sichtbaren Vorgänge wird die Matrix dicker. Ihre Kerne runden sich ab. Ihr Chromatin konzentriert sich auf wenige, vor allem randständige Körner. Hier und da werden Nucleoli sichtbar. Im Plasma entstehen einige Vakuolen. Die Intima quillt auf.

Phase C.

Die Intima löst sich nach und nach auf der ganzen Länge der Kiementrachee von der Matrix los. Dadurch verliert das chitinöse System an Festigkeit und zieht sich ein Stück weit gegen den Ansatz an der Stigmentrachee zurück. Dieser Rückzug macht sich vor allem in der Kiemenspitze bemerkbar. Auch die Intima der Seitentracheen, die mit der Haupttrachee fest verbunden ist, wird gleichzeitig zurückgezogen. In der Kiemenspitze sowie an den peripheren Teilen der Seitentracheen lösen sich die ohne Intima zurückbleibenden Matrixzellen auf. Die Kerne, die einen deutlichen Nucleolus zeigen, zerfallen. Das Plasma ballt sich zusammen. Die Zer-

fallsprodukte werden durch die Basalmembran zusammengehalten. Einige Blutzellen finden aber einen Zugang in das Innere des durch die Basalmembran gebildeten Rohres und beladen sich mit den in grosser Menge vorhandenen Abbauprodukten (Abb. 13 *a* und *b*). Das Tracheenrohr ist in den basalen Partien noch offen; in den äussern Kiementeilen, etwa vom dritten Kiemensegment an, wird

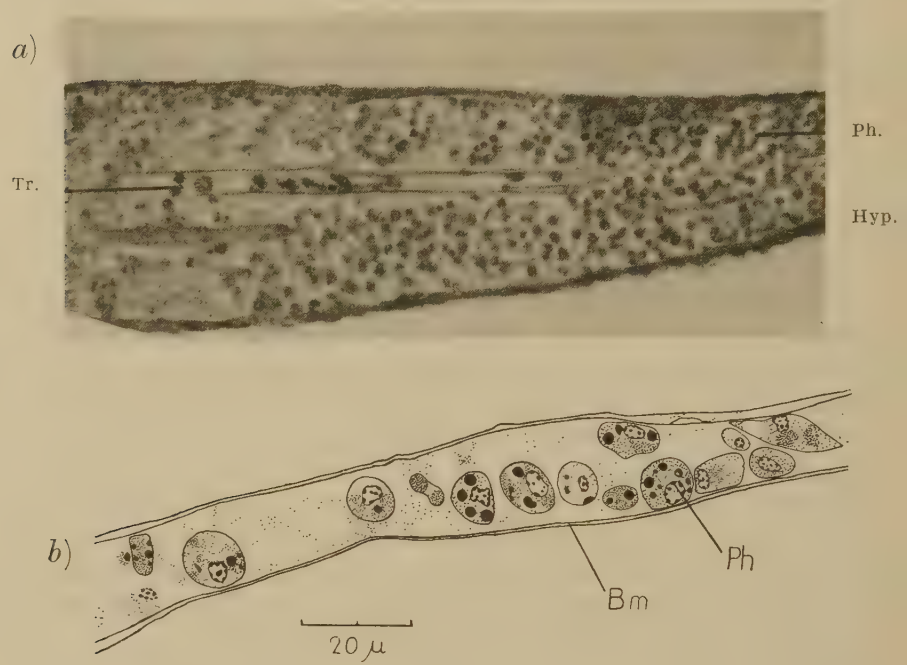


Abb. 13.

Abbau der Kiementrachee.
(Phase C.)

a) Uebersicht über den Retraktionsstummel. (Mikrophoto. Vergr. 200 ×.)
b) Phagocyten.

Hyp. = Hypodermis; Ph. = Phagocyten; Tr. = Tracheenrest mit Phagocyten; Bm. = Basalmembran der Kiementrachee.

das frühere Tracheenlumen von verquollener Intima vollständig ausgefüllt.

Phase D.

Die Intima ist bis kurz vor die Einmündung der Kiemen- in die Stigmentrachee zusammengefallen. Das unterste Stück der Kiemen-

trachee, das „Schaltstück", bleibt offen und verhält sich gleich wie die larvo-imaginalen Tracheen des Lateralwulstes. Die verquollene, chitinöse Masse wird in den Lateralwulst gepresst und vielfach zusammengeknäuelt. Der Abbau der Matrix geht in der oben beschriebenen Weise weiter.

Ganz besonders auffallend sind die Blutzellen, die zu den Resten der Matrixzellen eindringen konnten. Sie haben eine grosse Menge Abbauprodukte von Kernen und Plasma aufgenommen, sodass sie an Grösse erheblich, bis zu 15 μ Durchmesser, zunehmen (Abb. 13 *a*), und an die „Körnchenkugeln" der Fliegenmetamorphose erinnern, ohne aber deren Grösse zu erreichen (40 μ).

Die Intensität der Zusammenpressung der Intima in der Kiemenbasis (Abb. 14) zeigt, dass eine von der Kieme gegen den Lateralwulst gerichtete Kraft wirken muss. Ob diese allein durch die Verkürzung der Hypodermis und den durch diese Volumenverminderung verursachten Druck hervorgerufen wird, oder ob noch andere Faktoren mitwirken, konnte nicht entschieden werden.

Phase E.

Die Intima wird weiter zusammengepresst. Das äussere Ende des Knäuels liegt an der Grenze zwischen dem Lateralwulst und dem ersten Kiemensegment. In den basalen Teilen der Kiementrachee, die die Intima umschliessen, teilt sich die Matrix in zwei Zonen:

a) eine innere Schicht, die eine Hülle um die zusammengeknäuelte Intima bildet. Sie wird teilweise aufgelöst, nachdem die Intima nach der Puppenhäutung entfernt worden ist;
b) eine äussere Schicht, deren Zellen sofort zerfallen.

Eine analoge Trennung konnte schon bei der Kiemenhypodermis festgestellt werden (Hypodermis Phase D).

Phase F.

Die pupale Umstimmung bringt für die Kiementrachee keine wesentlichen Aenderungen. Die chitinöse Auskleidung des gesamten Tracheensystems der Kiemen ist auf engstem Raume im Lateralwulst zusammengedrängt und wird von einer einschichtigen Matrix umgeben, in welcher die Abbauprozesse aufgehört haben (Abb. 14). Es wird hier, im Gegensatz zu den imaginalen Tracheen, keine pupale Intima abgeschieden. Die Matrix der peripheren Tracheenteile

ist vollständig verschwunden; einige Reste der Basalmembranen liegen im Lateralwulst und werden dort allmählich aufgelöst.

Die frischgeschlüpfte Puppe.

Bei der Puppenhäutung wurde die Intima des gesamten Tracheensystems entfernt und gleichzeitig damit auch die Intima der Kiementrachee, die durch das Schaltstück und die Stigmenöffnung herausgezogen wurde. Die Reste der larvalen Matrix fallen zu-

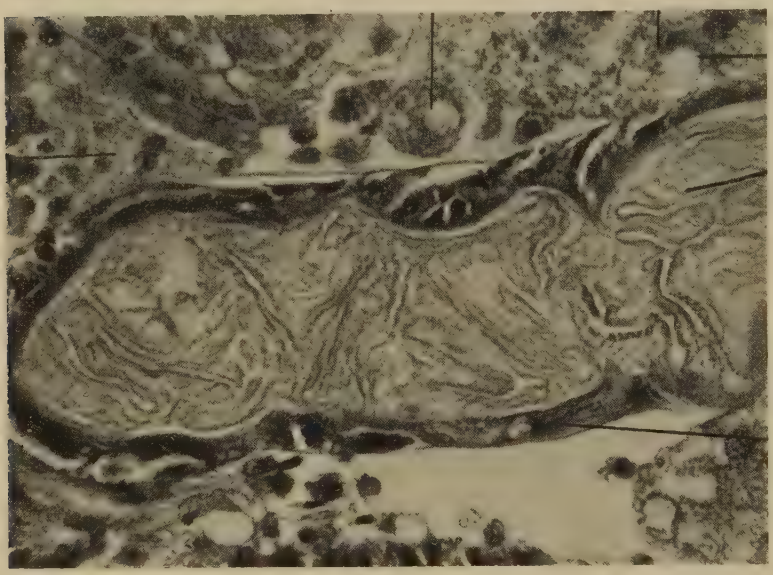


Abb. 14.
Abbau der Kiementrachee.
(Mikrophoto, Vergrösserung 520 ×.)
F. = Fettkörper; Int. = Zusammengedrängte Intima der Kiementrachee; l. M. = larvale Matrix.

sammen. Ein Teil der Kerne löst sich auf. Plasmateile ballen sich zusammen und verschwinden ebenfalls.

Reste der Matrix der Kiementrachee bleiben aber immer erhalten und bilden ein kleines Säckchen, das durch das Schaltstück an der Stigmentrachee angehängt bleibt. Es umschliesst oft geringe Reste der larvalen Intima, die bei der Häutung zurückgeblieben sind.

Das Schaltstück wird von einer pupalen Intima ausgekleidet.

Puppe, dritter Tag.

Die übrigbleibenden Matrixzellen haben ein meist einschichtiges Epithel gebildet. Ihr Plasma ist basophil. Die übrig gebliebenen Kerne sind normal. Die Abbauprozesse haben aufgehört. Die eventuell im Innern liegenden Intimareste verfärben sich langsam gelb bis braun.

Puppe, sechster Tag.

Gleichzeitig mit der Abscheidung der imaginalen Intima durch die Körpertracheen erscheinen im Kiementracheenrest unregelmässig ausgebildete Chitinspangen. Es ist ausserordentlich auffällig, dass diese Ueberreste eines larvalen Organes noch die Fähigkeit zur Intimabildung besitzen. Eine pupale Intima wurde nicht gebildet.

Imago.

Auch in der Imago sind die Reste der larvalen Kiementrachee noch vorhanden. Am Schaltstück, das von einer braun gefärbten, imaginalen Intima ausgekleidet ist, hängt das Bläschen, das von den restlichen Matrixzellen gebildet wird und das teilweise von einer schwach und unregelmässig ausgebildeten imaginalen Intima ausgekleidet wird. Die eventuell vorhandenen Reste der larvalen Intima wurden auch bei der Häutung zur Imago nicht entfernt.

Die larvo-imaginalen Tracheen des Lateralwulstes.

Die larvo-imaginalen Tracheen sowie das Stigma werden während der Metamorphose zweimal gehäutet. Während der Umwandlung zur Puppe löst sich die Intima des zehnten Larvenstadiums in der Phase D von der Matrix ab. Die chitinösen Bestandteile verquellen nur wenig, sodass die Tracheenlumina immer offen bleiben.

Zur Zeit der pupalen Umstimmung und später wird eine pupale Intima abgeschieden, die etwas schwächer ausgebildet ist als diejenige der Larve. In der Stigmenanlage werden gleichzeitig die schon in der Larve vorhandenen Muskeln durch Vermehrung des Zellvolumens kräftiger. Die Haare des Reusenapparates werden länger ausgebildet als in der Larve. Am dritten bis vierten Puppentage trennen sich Matrix und Intima erneut, und vom fünften Puppentage an erscheint die imaginale Intima (Abb. 16), die im

Gegensatz zu der früheren farblosen dunkelbraun gefärbt ist. Das Lumen der Haupttracheenstämme weitet sich beträchtlich. Mit der Häutung zur Imago wird auch die Puppenintima entfernt.

Zusammenfassung.

Die larvale Kiementrachee wird abgebaut. Die Intima löst sich von der Matrix ab und wird im Lateralwulst auf kleinstem Raum zusammengepresst. Die Matrix zerfällt bis auf einen Rest, der die Intima im Lateralwulst umhüllt. Die Zerfallsprodukte werden von ihrer resistenteren Basalmembran eine Zeitlang zusammengehalten und dann durch Blutzellen phagocytiert. Die wenigen Blutzellen, die unter die Basalmembran gelangen, nehmen soviel Zerfallstoffe auf, dass sie an Grösse stark zunehmen und an die „Körnchenkugeln" der Fliegenmetamorphose erinnern. Bei der Puppenhäutung wird die larvale Intima aus dem Lateralwulst entfernt. Ein Rest der Matrix der Kiementrachee bleibt bis in die Imago erhalten. Die larvo-imaginalen Tracheen bilden eine pupale Intima, die wieder abgestossen und durch eine imaginale, braun gefärbte Intima ersetzt wird. Im Puppenstadium wird das Lumen der imaginalen Tracheen beträchtlich erweitert.

Das Verhalten des Tracheensystems während der Metamorphose bei andern Insekten.

Auch bei andern Insekten verhält sich das Tracheensystem ähnlich wie die Hypodermis, doch wurden diese Vorgänge bis jetzt nur selten beschrieben.

Bei *Calliphora* (Pérez) werden die Tracheen teilweise abgebaut, teilweise in die Imago übernommen. Beim Abbau wird die Intima handharmonikaartig zusammengepresst, die Matrix von Körnchenkugeln phagocytiert. Bei den larvo-imaginalen Tracheen wird die Matrix abgebaut und durch neue Zellen ersetzt, die wahrscheinlich aus Imaginalanlagen oder aus Matrixzellen, die sich wieder zu teilen beginnen, stammen. Eventuell werden auch larvale Zellen direkt übernommen. Während der Metamorphose wird nur einmal eine neue Intima gebildet, die die larvale ersetzt.

Bei *Calandra (Coleoptera)* (Murray und Tiegs) werden, wie bei der Hypodermis, einzelne Zellbestandteile ausgestossen. Es wird eine pupale und eine imaginale Intima gebildet.

c) Der Kiemennerv.

Der Kiemennerv wird gleichzeitig mit der Matrix der Trachee von der Spitze her abgebaut. Er zerfällt in kleine, stark chromophile Körner, die von den Blutzellen phagocytiert werden.

Weitere Angaben können bei der in dieser Arbeit angewandten Methode nicht gemacht werden.

d) Die Muskeln des Lateralwulstes und der Kiemen.

Phase A.

Alle Muskeln im Abdomen der reifen Larve von *Sialis* zeigen den für Insekten typischen Bau mit deutlicher Querstreifung.

Es lassen sich zwei Muskelfasertypen unterscheiden:

a) Muskelfasern, deren Fibrillen von einem meist einseitigen Sarcoplasmasaum umgeben sind, Kerne fast ausschliesslich im Sarcoplasmasaum; z. B.: Kleine segmentale Längsmuskeln und vertikale Muskeln des Abdomens; der dorsale Kiemenmuskel.

b) Muskelfasern mit nur dünnem, unregelmässigem Plasmasaum. Die Muskelkerne sind randständig oder zwischen den Fibrillen verteilt; z. B.: Alle grossen segmentalen Längsmuskeln des Abdomens; der ventrale Kiemenmuskel.

Zwischen diesen Typen bestehen Uebergänge, wie sie z. B. an den Kiemenbasismuskeln zu sehen sind.

Im allgemeinen haben die kräftiger ausgebildeten Muskeln die unter *a*) beschriebenen Merkmale, die schwächer ausgebildeten die des Typ *b*).

Der Abbau der larvalen Kiemenmuskeln während der Metamorphose.

Alle Muskeln, die sich an der Bewegung der Kieme beteiligen, (Abb. 4) werden während der Metamorphose abgebaut. Sie sind also rein larvaler Bestimmung.

Phase B.

Keine Veränderung.

Phase C.

Wohl als Folge von Quellungserscheinungen werden beim dorsalen Kiemenmuskel der Plasmasaum breiter, beim ventralen und

beim grossen Kiemenmuskel die vorher eng zusammenliegenden Muskelfibrillen gelockert.

Einzelne der kleinen Kiemenbasismuskeln sind schon zerfallen (Abb. 15 *a*). Der Abbau geht so rasch vor sich, dass Einzelheiten nicht beobachtet werden konnten. Als Ueberreste der abgebauten Muskeln findet man nur noch eine von ihrem resistenteren Sarcolemm umschlossene Anhäufung von Blutzellen, die in sich Reste phagocytierter Sarcolyten aufweisen. Ausserdem liegen zwischen den Blutzellen noch einige nicht aufgenommene Sarcolyte.

Schon in dieser frühen Phase der Metamorphose bestehen zwischen Tieren, deren Kiemenretraktion von aussen gesehen gleichweit fortgeschritten ist, beträchtliche Differenzen im Ablauf der histologischen Veränderungen, die beim Muskelabbau am deutlichsten festzustellen sind.

Die Abbauvorgänge beginnen an den Kiemen des siebenten Abdominalsegmentes und erst etwas später in caudo-cephaler Reihenfolge in den andern, sodass schon deshalb die Abbauvorgänge in den hintern Kiemen etwas vorauseilen. Es konnte aber ausserdem die Feststellung gemacht werden, dass häufig einzelne oder mehrere Kiemen nicht mit den andern Schritt halten, sondern in ihren Abbauprozessen vom durchschnittlichen Stand erheblich abweichen. Es ist durchaus möglich, dass diese Unregelmässigkeiten durch die experimentell verfrühte Metamorphoseauslösung verursacht werden. Vielleicht wird auch durch solche Differenzen später bei ca. 15% der Tiere eine normale Puppenhäutung verhindert (Unfähigkeit, die ganze Larvencuticula oder einzelne Teile davon abzuwerfen).

Phase D.

Nachdem sich die Kiemenhypodermis überall von der Cuticula abgehoben hat, werden zuletzt auch die distalen Ansatzstellen der Kiemen abgelöst. Damit wird ihre Funktion unwirksam. Gleichzeitig machen sich in beiden Muskeln Auflösungserscheinungen bemerkbar.

Das Sarcoplasma des ventralen Kiemenmuskels löst sich auf. Die Muskelkerne sind klein, mit dichtem Chromatin und liegen zwischen den stark gelockerten Fibrillen, die durch das Sarcolemm noch zusammengehalten werden.

Im dorsalen Kiemenmuskel ballt sich das Sarcoplasma zusam-

men. Ein Teil der Muskelkerne löst sich schon im Plasma auf. Die andern haben ein normales Aussehen bewahrt und liegen zwischen den Myofibrillen, deren Färbbarkeit sich ändert. Früher waren sie eosinophil, jetzt werden sie nach und nach basophil. In der Umgebung der distalen Insertionen wird die Querstreifung unregelmässig und undeutlich. Stellenweise zerfallen die Fibrillenbündel zu Sarcolyten. An der ehemaligen Insertionsstelle gelingt es auch einigen Blutzellen, die in grosser Zahl in der Kieme liegen, unter das Sarcolemm einzudringen. Sie zeigen aber noch keine Einschlüsse.

Die Insertionen des grossen Kiemenbasismuskels sind noch intakt, und die Auflösungserscheinungen sind hier seit der Phase C nicht weiter fortgeschritten.

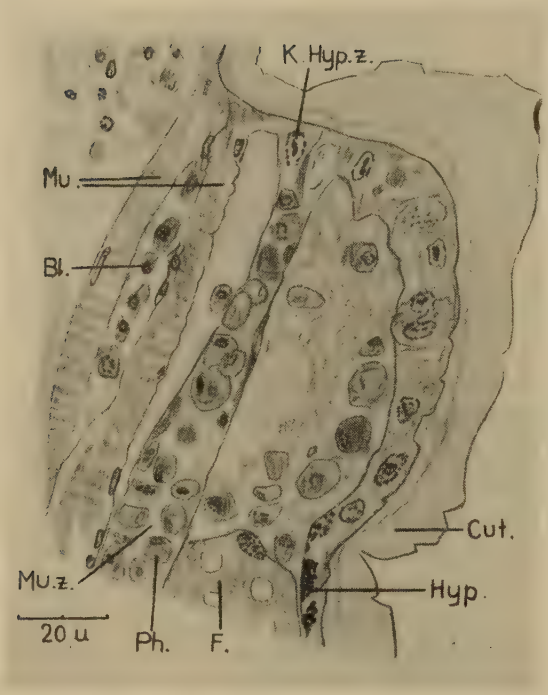
Sämtliche kleinen Kiemenbasismuskeln sind abgebaut. Ihr Sarcolemm liegt lose im Lateralwulst, auf der Dorsalseite noch in Verbindung mit der Hypodermis und umschliesst zahlreiche Phagocyten.

Phase E.

Der Abbau der Kiemenmuskeln geht schnell weiter. Das zusammengeballte Plasma des dorsalen Kiemenmuskels ist nicht mehr sichtbar. Der Zerfall der Kiemenmuskeln in Sarcolyten breitet sich in die basalen Partien aus. Die Färbbarkeit der ehemaligen kontraktilen Substanz ist jetzt einheitlich basophil. Die noch zu kleineren Stücken zerfallenden Sarcolyten werden in den distalen Teilen von den zahlreichen, von der Insertionsstelle her unter das lose Sarcolemm vorgedrungenen Blutzellen phagocytiert. Abbildung 15 *b* zeigt den distalen Teil eines dorsalen Kiemenmuskels. Die Sarcolyten haben zum Teil noch schwache Querstreifung, zum Teil sind sie schon zu einer strukturlosen Masse zerfallen. Zahlreiche Blutzellen liegen in der Nähe der Sarcolyten und sind infolge der Aufnahme vieler Zerfallsprodukte bedeutend grösser geworden. Das Sarcolemm ist noch zum grössten Teil erhalten.

Die proximalen Ansätze der Kiemenmuskeln wurden zusammen mit der Hypodermis von der Larvencuticula abgehoben. In diesen Teilen des Muskels werden die Sarcolyten vom intakten Sarcolemm zusammengehalten und die Blutzellen sind nicht imstande, das Sarcolemm zu durchbrechen. Sie dringen nur langsam von der abgelösten Insertionsstelle her in die Tiefe. Die Tätigkeit der Blut-

zellen beschränkt sich also darauf, die direkt erreichbaren Sarcolyten aufzunehmen. Die für sie nicht erreichbaren, zuerst deutlich umgrenzten Sarcolyten lösen sich allmählich zu einer strukturlosen Masse auf, in welcher sich die nicht zerfallenen Muskelkerne verteilen. Diese Kerne behalten immer ihr normales Aussehen, und



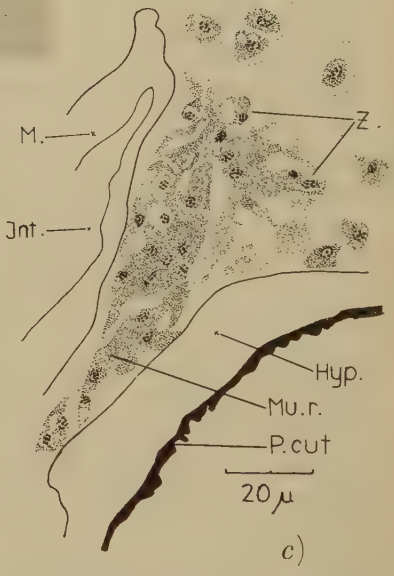


Abb. 15.

Abbau der larvalen Kiemenmuskeln.

a) Kleine Kiemenbasismuskeln (Phase C).
b) Distaler Teil eines dorsalen Kiemenmuskels (Phase E).
c) Rest des dorsalen Kiemenmuskels (Phase F).

Mu. = noch intakte Muskelbündel; Mu. z. = zerfallenes, phagocytiertes Muskelbündel; Hyp. = Hypodermis; K. Hyp. z. = zerfallende Hypodermiskerne; Cut. = Cuticula; Bl. = Blutzellen; Ph. = Phagocyten; F. = Fettkörper.

Mu. r. = Muskelrest in Auflösung; Bm. = Basalmembran der Hypodermis; Sm. = Sarcolemm.

M. = Matrix der Kiementrachee; Int. = Intima der Kiementrachee; Z. = Bildung neuer Zellen; P. cut. = pupale Cuticula.

es konnten bei ihnen weder strukturelle noch stoffliche Veränderungen festgestellt werden.

Beide Insertionen des grossen Kiemenbasismuskels sind mit der Hypodermis von der Cuticula abgehoben worden. Der nun einsetzende Zerfall geht sehr schnell vor sich, ist aber in dieser Phase noch nicht so weit fortgeschritten wie bei den Kiemenmuskeln. Seine Fibrillen sind noch meistens erhalten und zeigen schwache Querstreifung. Das Sarcoplasma ist nicht mehr nachweisbar.

Von den kleinen Kiemenbasismuskeln können höchstens noch einige Reste des Sarcolemms gefunden werden.

Phase F.

Bis zur pupalen Umstimmung geht der Abbau aller larvalen Muskeln weiter. In den proximalen Teilen der Kiemenmuskeln macht die Phagocytose sehr rasche Fortschritte.

Zur Zeit der pupalen Umstimmung hört auch an den Muskeln die Phagocytose auf, die Phagocyten verschwinden schnell, wohin ist nicht bekannt. Die Muskelreste verändern ihre Färbbarkeit schlagartig, indem sie wieder stark eosinophil werden. Die nicht zerfallenen Muskelkerne liegen regelmässig in der strukturlosen Masse verteilt und lassen um sich herum weniger intensiv gefärbte Plasmahöfe erkennen. An den an die Haemolymphe grenzenden Teilen lösen sich die Kerne mit einer meist vakuolisierten Plasmamasse ab und bilden so neue Zellen, die in die Haemolymphe gelangen und dort nicht mehr von den Blutzellen unterschieden werden können. Zur Zeit des Schlüpfens der Puppe verschwindet das noch teilweise vorhandene Sarcolemm vollends, womit eine rasche, vollständige Auflösung der Reste der larvalen Kiemenmuskeln beginnt (Abb.15*c*). Das weitere Schicksal der neu gebildeten Zellen ist nicht bekannt. Es liegt nahe, in ihnen Myoblasten zu vermuten, die zum Aufbau von imaginalen Muskeln (z. B. im Lateralwulst, S. 56) verwendet werden, doch liegen dafür keine direkten Beweise vor.

Die frisch geschlüpfte Puppe.

Fast immer können noch Reste der larvalen Muskeln in Auflösung gefunden werden. Vom zweiten Puppentag an sind aber alle Spuren der larvalen Kiemenmuskeln verschwunden.

Die larvo-imaginalen Muskeln des Lateralwulstes.

Zahlreiche starke und schwache Muskeln verlaufen im Abdomen horizontal von Segmentgrenze zu Segmentgrenze, andere innerhalb der Segmente vertikal. Diese Muskeln verändern sich während der Metamorphose nicht, besitzen also larvo-imaginale Bestimmung.

Die imaginalen Muskeln des Lateralwulstes.

Im Puppenstadium entsteht im Lateralwulst, unmittelbar unter der Hypodermis, eine Schicht vertikal verlaufender, schwacher Muskeln. Am zweiten und dritten Puppentag, nach vollzogener Trennung von Hypodermis und Puppencuticula, treten kleine, basophile Zellen, Myoblasten, mit relativ grossem Kern auf, die der Basalmembran der Hypodermis eng anliegen. Diese Zellen strecken sich am dritten und vierten Puppentag. Die Zahl der Kerne nimmt stark zu. Es konnten aber während der ganzen Bildungszeit weder Zell- noch Kernteilungsphasen gesehen werden. Sie dehnen sich in dorso-ventraler Richtung aus. Die Färbbarkeit ändert sich am vierten bis sechsten Tag und wird eosinophil. Im Plasma differenzieren sich die Fibrillen, an denen aber nur selten eine Querstreifung schwach angedeutet ist. Die Kerne, die einen grossen Nucleolus haben, liegen zwischen den Fibrillen oder im schwach ausgebildeten Plasmasaum.

Diese Muskeln, die nur in den acht vorderen Abdominalsegmenten ausgebildet werden, also in allen Segmenten mit Stigmen, inserieren dorsal und ventral vom Lateralwulst (Abb. 16). Ihre Funktion ist nicht sicher bekannt. Sie werden bei beiden Geschlechtern gleich stark ausgebildet. Möglicherweise sind es Atemmuskeln, die durch Kontraktion das Volumen des Abdomens verkleinern und dadurch die Luft aus den Tracheen pressen können.

Zusammenfassung.

Der grösste Teil der Abdominalmuskulatur von *Sialis* ist larvo-imaginal. Die vier Kiemenmuskeln sind larval und werden in der Vorpuppenphase mit der Kieme abgebaut. Der Abbau verläuft so, dass die Muskelinsertionen mit der Hypodermis von der Larvencuticula abgehoben werden. Die Muskeln zerfallen zu Sarcolyten, das Plasma löst sich auf. Die Sarcolyten werden teils durch Blutzellen phagocytiert, die an den ehemaligen Insertionsstellen unter das resistentere Sarcolemm eindringen, teils lösen sie sich ohne

nachfolgende Phagocytose auf. Ein aktives Durchbrechen der Blutzellen durch das Sarcolemm findet nicht statt. Ein Teil der Muskelkerne zerfällt. Die nicht zerfallenden gelangen zwischen die Sarcolyten. Mit der pupalen Umstimmung werden die phagocytären Prozesse abgebrochen. Die noch vorhandenen Sarcolyten lösen sich vollständig zu einer strukturlosen Masse auf, in welcher sich um die ehemaligen Muskelkerne Plasma herausdifferenziert, das mit diesen neue Zellen bildet. Diese gelangen zur Zeit des Schlüpfens der Puppe in die Haemolymphe, wo ihr Schicksal nicht weiter verfolgt werden konnte. Weitere noch vorhandene Reste der Masse lösen sich auf. Der Abbau ergreift zuerst die kleinen Kiemenbasismuskeln, deren Sarcolyten vollständig phagocytiert werden. Etwas später beginnt der Abbau des dorsalen und des ventralen Kiemenmuskels und zuletzt der des grossen Kiemenbasismuskels.

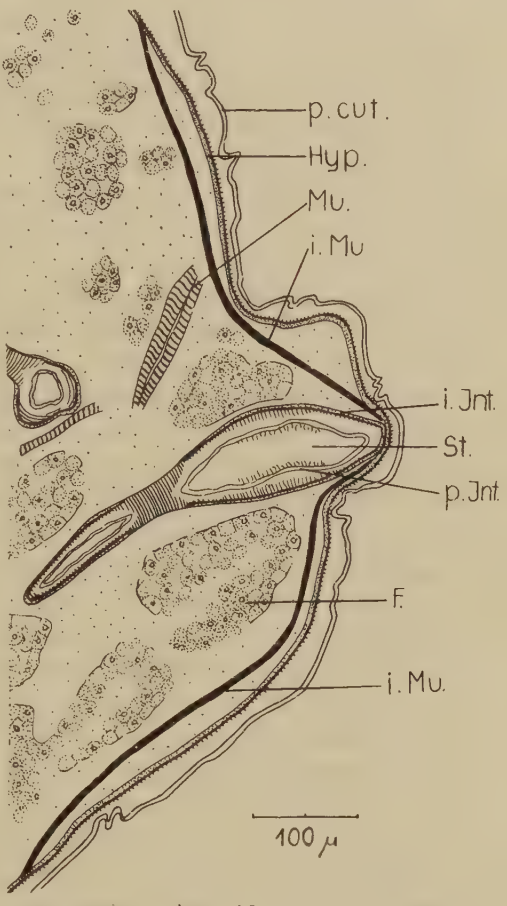


Abb. 16.

Bildung der imaginalen, dorso-ventralen Muskelschicht.

i. Mu. = imaginale, dorso-ventrale Muskelschicht; Mu. = larvo-imaginale Muskeln; St. = Stigma; p. Int., i. Int. = pupale, imaginale Intima des Stigmas.

Uebrige Bezeichnungen wie Abb. 15.

Im Puppenstadium werden im Lateralwulst aus Myoblasten unbekannter Herkunft besondere, imaginale, dorso-ventral verlaufende Muskeln aufgebaut. Sie dienen möglicherweise der Imago als Atemmuskeln.

Das Verhalten der Muskeln während der Metamorphose bei andern Insekten.

Ueber Ab- und Aufbau von Muskeln bei Insekten besteht eine reiche Literatur. Die Abbauvorgänge verlaufen verschieden, entweder unter aktiver Beteiligung der Blutzellen, die das Sarcolemm durchbrechen und die Muskelsubstanz phagocytieren (z. B. *Calliphora*, nach Pérez), oder ohne Mithilfe der Blutzellen, nur durch autolytische Auflösung (z. B. *Apis*, nach Oertel).

Zwischen diesen beiden Extremen der Möglichkeiten des Muskelabbaus wurden bei andern Insekten viele Zwischenstufen mit mehr oder weniger starker Beteiligung der Blutzellen beschrieben. Ich verzichte hier auf eine Aufzählung aller dieser Arbeiten, da sie bereits zusammengestellt wurden (z. B. Schmidt 1929, Oertel 1930).

In diesem Zusammenhang ist einzig die Arbeit von Munscheid (1933) über die Metamorphose des Labiums von Odonaten erwähnenswert. Das Labium macht dort, nach Munscheid, im Gegensatz zum ganzen übrigen Körper, der sich nach hemimetaboler Art umwandelt, eine holometabole Metamorphose durch. Die Abbauvorgänge der Muskulatur des Labiums entsprechen weitgehend meinen Beobachtungen bei *Sialis*. Zuerst zerfällt das Plasma, wodurch die kontraktile Substanz gelockert wird. Ein Teil der Muskelkerne, die sich nicht speziell erkennen lassen, umgibt sich mit Plasma und bildet Zellen, die bei der weiteren Auflockerung in die Haemolymphe gelangen, wo sie nicht mehr von den schon vorhandenen Blutzellen unterschieden werden können. Auch dort konnte ihr Schicksal nicht erkannt werden. Die kontraktile Substanz zerfällt zu Inseln, an denen die Querstreifung, im Gegensatz zu *Sialis*, sehr lange erhalten bleibt. Die nicht frei werdenden Kerne zerfallen. Eindringende Blutzellen phagocytieren die Reste des Muskels. Das Sarcolemm widersteht der Zerstörung am längsten. Der Aufbau der neuen Labialmuskeln geschieht bei den untersuchten Odonaten so rasch, dass keine Einzelheiten beobachtet werden konnten.

Diese Uebereinstimmung der Vorgänge ist nicht erstaunlich, denn sowohl die Muskeln des Labiums der Odonatenlarven, wie auch die Kiemenmuskeln von *Sialis* werden während der Metamorphose als larvale Organe abgebaut. Es handelt sich bei den Odonaten also nicht, wie Munscheid annimmt, um einen Gegen-

satz zwischen holo- und hemimetaboler Umwandlung, sondern um einen Fall indirekter Entwicklung, wobei die Muskeln des Labiums, als larvale Bildungen, abgebaut, die übrigen Gewebe, als larvo-imaginale Bildungen, von der Metamorphose nicht beeinflusst werden.

Sind die Tracheenkiemen von Sialis als Abdominalextremitäten aufzufassen?

1896 beobachtete Heymons, dass schwache Muskeln in die basalen Teile der Tracheenkiemen reichen. Er schreibt darüber: „In ihren basalen Teilen enthalten die *Sialis*-Kiemen auch noch dauernd einen schwach entwickelten Muskel, welcher sich von dem ursprünglichen Gliedmassenmesoderm herleitet, gerade wie die echte Beinmuskulatur aus den in die thorakalen Gliedmassenknospen eingedrungenen Mesodermbestandteilen entstanden ist." An anderer Stelle schreibt er: „Der allmähliche Uebergang, man kann sagen, die durch ein starkes Auswachsen bedingte Umwandlung der abdominalen Extremitäten in Kiemenanhänge lässt sich bei *Sialis* Schritt für Schritt verfolgen."

In der Arbeit von Heymons fehlen aber sämtliche Beweise für diese Aussagen. Es konnte auch, ausser den wenigen Angaben bei Seitz, nirgends eine Arbeit über die embryonale Kiemenentwicklung gefunden werden, sodass man diesen Bemerkungen Heymons, die später von Handlirsch (1928) und Weber (1933) übernommen wurden, rein spekulativen Charakter beimessen muss.

Deegener (1928) glaubt, im Gegensatz zu Heymons, dass die Tracheenkiemen von *Sialis* Neuerwerbungen seien, wobei allerdings ein Zusammenhang mit Beinrudimenten möglich sei.

1937 und 1941 versucht Seitz die Angaben von Heymons durch einen Vergleich der Kiemenmuskeln mit der Muskulatur von Coxa und Femur des Thorakalbeines zu beweisen. Der von Seitz beschriebene Verlauf der Kiemenmuskeln (Seitz 1941, Abb. 45) widerspricht aber den Beobachtungen von Perfiljev und mir (Abb. 4). Die an der Grenze des ersten zum zweiten Kiemen-„segment" inserierenden Muskeln verlaufen ins Körperinnere und nicht zur Basis des ersten Kiemensegmentes, wie Seitz angibt. Aber auch abgesehen davon kann der Beweis einer Homologie von Tracheenkiemen und Abdominalextremitäten nicht durch den Vergleich der Muskellagerung in einem thorakalen Schreitbein und in

der Kieme der fertig entwickelten Larve gebracht werden. SEITZ zeigt nur, dass die Muskellagerung in einem Scharniergelenk mit Exoskelett sehr ähnlich sein kann, wobei der nicht richtig beobachtete Verlauf der Kiemenmuskeln diese Aehnlichkeit noch erhöht.

Ausserdem wurde schon früher darauf hingewiesen (S. 24), dass die Segmentierung der Kiemen vielmehr eine rein äusserliche Kerbung darstellt, dass auch der Kiemencuticula jede Differenzierung in segmentale und intersegmentale Zonen fehlt. Im Gegensatz dazu sind die verschiedenen Glieder der thorakalen Gliedmassen und die dazwischen liegenden Gelenke strukturell voneinander gesondert.

Auch die rein äusserliche Beobachtung von SEITZ über die Entstehung der Tracheenkiemen im Embryo ist nicht beweiskräftig. Sie zeigt nur eine Aehnlichkeit im Entstehungsort, die schon anhand der definitiven Stellung der Tracheenkiemen zu erwarten war.

Sicher bewiesen ist dagegen das vollständig verschiedene Verhalten während der Metamorphose. Die Thorakalbeine der Larve werden ohne wesentliche strukturelle Veränderungen von der Imago übernommen, sie sind also larvo-imaginal. Im Gegensatz dazu sind die Tracheenkiemen rein larval, zu einer nur für das Larvenleben notwendigen Funktion spezialisiert, verhalten sich also in ihrer Grundstruktur vollständig verschieden von der der Thorakalextremität.

Nach den heutigen Kenntnissen über die Struktur der Tracheenkiemen von *Sialis* muss folglich eine Homologie mit Abdominalextremitäten als äusserst fraglich angesehen werden.

e) Die Oenocyten.

Die Oenocyten von *Sialis*, deren Lage schon früher (S. 25) beschrieben wurde, sind kugelige Zellen von 120 bis 180 μ Durchmesser. Sie durchlaufen während der Umwandlung der Larve zur Puppe zwei Sekretionsphasen, die bei der Besprechung des Feinbaus der Tracheenkiemen und des Lateralwulstes und deren Veränderung während der Metamorphose (S. 20—33) erwähnt wurden.

Im Puppenstadium bleiben die Oenocyten passiv. Sie nehmen an Grösse ab und werden teilweise durch andere Organe zusammengepresst. Sie werden aber nie abgebaut, sondern von der Imago übernommen. Die Konstanz der Tätigkeitsphasen in der Umwand-

lungszeit der Larve zur Puppe macht einen Zusammenhang mit den Vorgängen der Metamorphose sehr wahrscheinlich, doch konnte ihre Funktion bis jetzt nicht erkannt werden. Die durchgeführten Schnürungen an Larven (Geigy und Ochsé, 1940) zeigen aber immerhin, dass sie nicht die Spender eines die Metamorphose auslösenden Wirkstoffes sein können, da sie nach den Schnürungen alle, oder wenigstens in der Mehrzahl, in dem Körperteil lagen, der die Verpuppung nicht beginnen konnte.

Es soll später versucht werden, auf experimentellem Wege der Frage nach der Funktion der Oenocyten bei *Sialis* näher zu kommen.

f) Der Fettkörper.

Ueber die histologischen Vorgänge im Fettkörper während der Metamorphose können folgende Angaben gemacht werden:

Die Fettzellen sind bei der Larve zu einem Syncytium verschmolzen. Während der Vorpuppenphase findet ein Umbau der Speicherstoffe statt, der sich durch starke Zunahme der mit Eosin färbbaren Bestandteile bemerkbar macht. Nach der pupalen Umstimmung werden die Zellgrenzen sichtbar.

Zur Zeit der Puppenhäutung kugeln sich die Fettzellen vollständig ab. Nur wenige lösen sich aber von den Fettlappen los und werden dann mit der Körperflüssigkeit herumgeschwemmt (Abb.10).

Vom fünften Puppentag an wird der Fettkörper stark abgebaut. Die Zellen verlieren ihre Einschlüsse, der Stofftransport zu den gleichzeitig sich sehr stark entwickelnden Geschlechtsorganen geht über die Körperflüssigkeit, nicht mittels Blutzellen, die zu dieser Zeit schon weitgehend verschwunden sind.

Bei den Imagines liegen die Fettlappen, in denen die Grenzen der einzelnen Zellen noch sichtbar sind, auf kleinen Raum zusammengedrängt an der Körperwand.

Ein Ersatz der Fettzellen findet während der Metamorphose nicht statt. Sie besitzen also larvo-imaginale Bestimmung.

4. Der Schwanzfaden.

Der am Abdomen terminal stehende, bei der zweitjährigen Larve 4—6 mm lange Schwanzfaden ist fein gerillt. Er trägt beidseitig je zwei Zeilen langer Haare, an deren trichogenen Zellen Nerven

endigen, gleich wie in den trichogenen Zellen der Kiemen. Zwei feine Tracheen führen nach hinten. Sie verzweigen sich nur wenig und endigen etwa in der Mitte des Schwanzfadens. An der Basis inserieren einige schwache Muskeln, deren proximale Insertionen im neunten Abdominalsegment liegen. Bewegungen des Schwanzfadens konnten aber nicht beobachtet werden. Im Innern liegen zahlreiche Blutzellen, viel mehr als in den Kiemen, in der Basis oft auch kleine Fettkomplexe.

Die Abbauvorgänge im Schwanzfaden verlaufen analog denjenigen in den Tracheenkiemen. Die Hypodermis löst sich von der Cuticula ab und zieht sich gegen das Abdomenende zurück. Ein Teil der Hypodermiszellen zerfällt, während andere eine Abschlussschicht bilden. Die Tracheenintima wird zur Basis zusammengeschoben, die Matrix löst sich auf. Die Muskeln zerfallen sehr früh, ungefähr gleichzeitig mit den kleinen Kiemenbasismuskeln, zu Sarcolyten, die durch Blutzellen vollständig phagocytiert werden.

Zur Zeit der pupalen Umstimmung ist der Abbau des Schwanzfadens fast immer vollständig, sodass die Aufbauvorgänge zur Puppe gering sind. Nur ganz selten (Abb. 2 *b*) waren an Puppen noch kleine Schwanzfadenstummel zu sehen, die in den ersten Puppentagen, gleichzeitig mit den Resten der Tracheenkiemen abgebaut werden.

III. DIE INNEREN FAKTOREN DER VERPUPPUNG.

Es wurde schon bei anderen Insekten festgestellt, dass Häutungen und Metamorphose physiologisch gesteuert werden. Es lag deshalb nahe zu untersuchen, ob auch bei *Sialis* der plötzliche Abbau aller larvalen Bestandteile, wie er im vorausgehenden Kapitel für eine Region des Abdomens eingehend analysiert wurde, durch Wirkstoffe ausgelöst und gefördert werde. Die Tätigkeit eines solchen Wirkstoffes kann experimentell durch Schnürungen, Exstirpation und Transplantation sowie durch Parabiose nachgewiesen werden. Alle diese vier Methoden wurden bei *Sialis* angewandt.

1. Schnürungen von Sialis-Larven und -Puppen.

a) *Schnürungen von Larven.*

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen wurden schon früher veröffentlicht (Geigy und Ochsé, 1940). Die damals erhaltenen Resultate seien hier kurz zusammengefasst:

Sialis-Larven wurden vor Beginn der äusserlich sichtbaren Metamorphose mit feinen Baumwollfäden in zwei Teile geschnürt. Die Resultate waren verschieden, je nach dem Ort, wo die Ligatur angelegt wurde.

Bei Schnürungen zwischen dem Kopf und dem ersten Thorakalsegment blieb der Kopf immer larval, auch in den seltenen Fällen, wo er nicht kurz vor oder nach Metamorphosebeginn abstarb. Der übrige Körper verpuppte sich normal.

Schnürungen zwischen den Abdominalsegmenten II und III verhinderten die Verpuppung des hinter der Schnürstelle gelegenen Abdomenteils, währenddem sich der vordere Teil normal verwandelte.

Schnürungen zwischen dem dritten Thoraxsegment und dem ersten Abdominalsegment ergaben bei wenigen Tieren eine unvollständige, schon auf frühen Stadien stehenbleibende Verpuppung der vor und hinter der Ligatur gelegenen Körperpartien. Die Mehrzahl der Tiere starb aber ohne jede Metamorphoseanzeichen.

Diese Resultate wurden nur dann erhalten, wenn die Schnürung wenigstens 4—5 Tage vor dem äusserlich sichtbaren Metamorphosebeginn angelegt wurde. Erfolgt sie 4 –0 Tage vorher, so setzen auch in den abgeschnürten Teilen, an welchen normalerweise keine Metamorphose auftritt, mehr oder weniger weitgehende Verpuppungsvorgänge ein, und zwar umso weitergehend, je kürzer vor Metamorphosebeginn das Tier geschnürt wurde. Dieser Zeitpunkt, ca. 4—5 Tage vor dem äusserlich sichtbaren Metamorphosebeginn, wird „kritische Periode" genannt. In dieser kritischen Periode beginnt die Tätigkeit des Wirkstoffes im Körper.

Schnürungen, die nach dem äusserlich sichtbaren Metamorphosebeginn angelegt werden, können den normalen Verlauf der Metamorphose nicht verhindern.

Aus diesen Resultaten konnten folgende Schlussfolgerungen gezogen werden:

a) Etwa fünf Tage vor Metamorphosebeginn wird im Körper der *Sialis*-Larve eine Emissionszone aktiv und gibt einen Wirkstoff ab, der für die Verwandlung der Larve zur Puppe notwendig ist.

b) Es scheint sich um einen die Verpuppung ganz allgemein fördernden Stoff zu handeln, der sowohl die Ablösung der Hypodermis von der Cuticula, wie auch die Abbauvorgänge der larvalen Organe zur Folge hat, eventuell sogar noch den Aufbau der Puppe steuert.

c) Dieser Wirkstoff scheint nicht nur den ersten Anstoss zur Metamorphose zu geben, sondern er muss während 4—5 Tagen, von der kritischen Periode bis zum Beginn der äusserlich sichtbaren Vorgänge, im Körper wirken, wenn die Verpuppung zu Ende geführt werden soll. Wird durch die Schnürung die Einwirkung frühzeitig unterbrochen, so entstehen Teilverpuppungen.

d) Nach diesen Ergebnissen war eine genaue Lokalisierung der Emissionszone nicht möglich, doch zeigten vor allem die Schnürungen zwischen dem dritten Thorakal- und dem ersten Abdominalsegment, dass sie etwa im Metathorax und im ersten Abdominalsegment zu suchen sein wird.

Diese Ergebnisse sind insofern auffallend, als die Anwesenheit des Kopfes für einen normalen Verlauf der Verwandlung zur Puppe nicht notwendig ist, was auch die später durchgeführten Parabiosen bestätigten. Das Gehirn selbst oder ihm anliegende Drüsen beeinflussen also den Ablauf der Verpuppung nicht, im Gegensatz zu der Ergebnissen von Wigglesworth an *Rhodnius (Hemiptera)*, Kühn und Piepho an *Ephestia*, Piepho an *Galleria* u. a.

b) *Schnürungen von Puppen.*

Zur weiteren Analyse der Tätigkeit des bei den Larvenschnürungen nachgewiesenen Wirkstoffes wurden Tiere während der Metamorphose zur Puppe oder als junge Puppen in verschiedenen Körpergegenden geschnürt (zwischen Kopf und Thorax I, Thorax III und Abdomen I, und in verschiedenen Abdomenregionen).

Alle diese Experimente zeigten, dass auf diese Weise der normale Ablauf der Metamorphose nicht verhindert werden kann. Auch vollständig voneinander getrennte Körperteile entwickelten sich normal weiter bis zur Imago (Abb. 17).

Daraus geht hervor, dass das bei den Larvenschnürungen festgestellte Zentrum für die Entwicklung der Puppe zur Imago nicht mehr notwendig ist. Entweder ist der zur Auslösung der Metamorphose notwendige Wirkstoff als solcher bis zur Fertigstellung der Imago tätig, oder es werden durch ihn in sämtlichen Körperpartien andere Stoffe mobilisiert, die dann mit Hilfe der Schnürmethode nicht festgestellt werden können.

Abb. 17.

Schnürungen an Puppen.

Abdomen, das am 1. Puppentag, nach Schnürung zwischen dem 2. und 3. Abdominalsegment, vom vorderen Körperteil abgetrennt wurde. Entwicklungsverlauf normal bis zur Imago. (Puppencuticula künstlich entfernt.)

2. Exstirpation und Transplantation von Ganglien des Bauchmarkes.

Nachdem nun die Körpergegend festgestellt worden war, in der das Emissionszentrum des Wirkstoffes liegen muss, das die Umwandlung der Larve zur Puppe steuert, wurde versucht, dieses noch genauer zu lokalisieren. Weder die morphologische, noch die histologische Untersuchung ergaben Anhaltspunkte. Auffällig war nur die Grösse des Ganglions des dritten Thorakalsegmentes (Abb. 18), das sich aber in seinem Aufbau nicht von den andern Ganglien unterschied, ausserdem das dichte Zusammenliegen der Ganglien der in Frage stehenden Körperzone.

Es wurde nun geprüft, ob nicht durch Exstirpation einzelner oder mehrerer Ganglien und durch Implantation dieser Ganglien in noch nicht metamorphosereife Larven die Metamorphose beeinflusst werden könne.

Methode.

Sialis-Larven, von denen man erwarten konnte, dass sie wenige Tage vor der kritischen Periode seien, wurden in Wasser gebracht, das mit einigen Tropfen Aether durchgeschüttelt worden war. Die Tiere wurden nach ca. 10 Minuten vollständig bewegungslos. Diese Narkose dauerte 1—2 Stunden und wurde von den Tieren ohne Schädigung ertragen.

Zur Operation wurden sie auf dem Rücken in einer mit trockenem Filtrierpapier ausgelegten Wachsschale durch kreuzweise schief eingesteckte Nadeln fixiert. Die sehr elastische, ventrale Körperdecke wurde mit zwei scharf zugespitzten, feinsten Uhrmacherpincetten über dem zu entfernenden Ganglion auf einer möglichst kurzen Strecke geöffnet. Nach Wegschieben, eventuell auch Entfernen der oberflächlichen, kleinen Fettlappen war das Ganglion sicher zu finden. Die Exstirpation eines einzelnen Ganglions bereitete anfänglich Mühe, konnte aber mit einiger Uebung sicher durchgeführt werden, nachdem die Konnektive vor und hinter dem Ganglion mit den Pincetten abgetrennt worden waren.

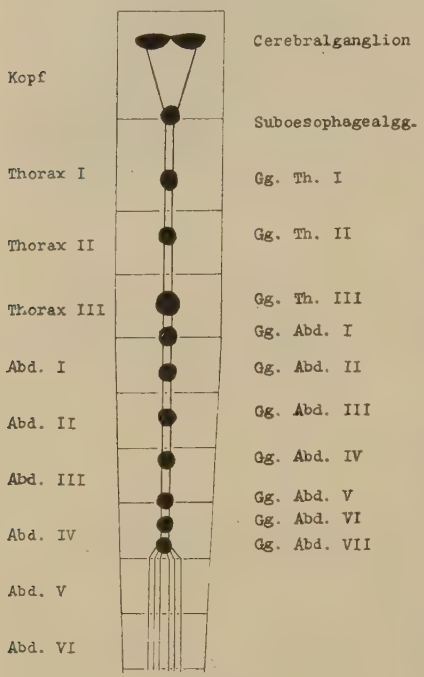


Abb. 18.
Schema des Nervensystems von *Sialis lutaria*.

Nach der Operation wurden die Wundränder zusammengepresst, die noch heraustretende Haemolymphe mit Filtrierpapier abgetupft und die Wunde mit dünnflüssigem Kollodium verschlossen. Die exstirpierten Ganglien wurden in gleicher Weise einem andern Tier meist ventral ins Abdomen implantiert. Dann wurden die Tiere in Brunnenwasser gebracht, das täglich erneuert wurde.

Bei den Vorversuchen wurden die Tiere während und nach der Operation in einer sterilen Ringer-Lewis-Lösung gehalten (NaCl 9,0; $CaCl_2$ 0,25; KCl 0,42; Aq. dest. 1000). Sie zeigten aber alle sehr schwere Entwicklungsstörungen, die zu unsicheren Resultaten führten (Passivität der Larven, viel kleinere Prozentzahl von Tieren, die mit der Metamorphose begannen als bei Tieren im Brunnenwasser und abnormaler Verlauf der Umwandlungsvorgänge).

Die gelungene Exstirpation eines oder mehrerer Ganglien konnte gut an den Lähmungserscheinungen geprüft werden, die genau segmentweise auftraten. Die hinter der Operationsstelle liegenden Abdomenteile zeigten weiterhin normale Bewegungen. Es kam mehrmals vor, dass operierte Tiere ihr eigenes Abdomen anfrassen und an den sich selbst beigebrachten Verletzungen zu Grunde gingen. Durch die Unterbrechung des Bauchmarkes sind solche Reize im Cerebralganglion nicht mehr realisierbar, sodass auch das Anfressen des eigenen Abdomens verständlich ist.

Ergebnisse.

In den Vorversuchen wurden jeweils mehrere Ganglien miteinander exstirpiert (die Ganglien des zweiten und dritten Thorakal- und ersten und zweiten Abdominalsegmentes). Da die Tiere in der Ringer-Lewis-Lösung gehalten wurden, schien es, dass infolge der Exstirpation die Metamorphose verhindert werden könne.

Bei Tieren, denen die Ganglien ins Abdomen implantiert wurden, trat die Metamorphose zeitlich normal auf. Die implantierten Ganglien konnten noch nach der Metamorphose des Wirtes unverändert, teilweise aber von Fettgewebe umhüllt, aufgefunden werden.

In den Hauptversuchen wurden die Ganglien des zweiten und dritten Thorakalsegmentes, sowie des ersten Abdominalsegmentes, einzeln exstipiert. Auf eine Implantation wurde hier nach den negativen Vorversuchen verzichtet.

a) *Exstirpation des Ganglions des Thorax II.*

Anzahl der operierten Larven: 15.

Acht Tiere begannen die Metamorphose 5—21 Tage nach der Operation. Der Verlauf der Metamorphose war normal. Die Larvenhaut sprang dorsal auf, doch konnte die Puppe infolge der Lähmung der Extremitäten des zweiten Thorakalsegmentes nicht selbst schlüpfen. Die Larvenhaut konnte aber, ausser an den Beinen und am Kopf, leicht abgeschält werden. Die Puppen entwickelten sich ohne Störungen weiter bis zur dunkel gefärbten Imago, die aber nicht schlüpfen konnte.

Drei Tiere starben kurz nach der Operation an den sich selbst beigebrachten Verletzungen am Abdomen.

Vier Tiere starben nach 10—30 Tagen nach der Operation ohne Metamorphoseanzeichen. Dieses Ausbleiben der Metamorphose wurde schon früher (1940) auch an nicht operierten Tieren beob-

achtet. Die Ursachen, die das Auftreten der Metamorphose verhindern, sind nicht bekannt.

b) *Exstirpation des Ganglions des Thorax III.*

Anzahl der operierten Larven: 36.

19 Larven begannen die Metamorphose 6—21 Tage nach der Operation, eine nach 2 Tagen. Fast alle Tiere, die die Metamorphose begannen, führten sie normal bis zur Puppe oder sogar bis zur Imago weiter. Auch hier konnten die Tiere aus den unter *a*) erwähnten Gründen nicht selbst schlüpfen.

15 Tiere starben 8—26 Tage nach der Operation ohne Metamorphoseanzeichen.

Ein Tier starb an den sich selbst beigebrachten Verletzungen.

c) *Exstirpation des Ganglions des ersten Abdominalsegmentes.*

Anzahl der operierten Larven: 15.

Sechs Tiere zeigten Metamorphose, die bei einem Tier bis zur fertigen Imago ging, die andern starben als Puppen oder fast fertig umgewandelte Larven.

Acht Tiere starben ohne Metamorphoseanzeichen.

Ein Tier starb an den sich selbst beigebrachten Verletzungen.

Aus diesen drei Exstirpationsserien geht hervor, dass die Ganglien der in Frage kommenden Körpergegend keinen Einfluss auf das Auftreten der Metamorphose haben. Das Emissionszentrum liegt also nicht in den Ganglien selbst, noch ist es von der Innervation durch diese Ganglien abhängig.

Mit diesen Experimenten war man der Frage der genauen Lokalisation des Emissionszentrums des Wirkstoffes nicht viel näher gekommen.

Bodenstein (1939 *c*) versuchte an Mottenlarven das Emissionszentrum des Wirkstoffes, das in der gleichen Körpergegend wie bei *Sialis* festgestellt worden war, ebenfalls durch Exstirpation und Transplantation einzelner oder mehrerer Ganglien genauer zu lokalisieren. Auch er hatte mit dieser Methode keinen Erfolg.

3. Parabiotische Larven.

Schon andere Autoren (Crampton, Hachlow, Wigglesworth, Bodenstein) benutzten die Methode der Verschmelzung dekapitierter Larvenkörper zur Vertiefung der Kenntnisse über die inneren Faktoren der Verpuppung.

Wenn der Wirkstoff, der durch die Schnürungen bei *Sialis* nachgewiesen werden konnte, hormonaler Natur ist, so müssen

a) die Verpuppungsvorgänge bei Larven, die mehr als fünf Tage vor dem äusserlich sichtbaren Metamorphosebeginn, also vor der kritischen Periode, verschmolzen werden, synchron verlaufen,

b) die Auslösung der Metamorphose in Larven, die vor der kritischen Periode mit solchen verschmolzen werden, deren Metamorphose bereits begonnen hat, möglich sein.

Methode.

Für den Versuch *a*) wurden zwei gleich alte Larven von verschiedener Grösse, deren Metamorphosebeginn nicht vor zehn Tagen zu erwarten war, mit Aether betäubt und auf dem Trockenen mit einer Iris-Schere dekapitiert.

Für den Versuch *b*) wurden eine Larve in einem frühen Metamorphosestadium (Phase B oder C) und eine sicher vor der kritischen Periode stehende, oder auch eine erstjährige Larve, ebenso behandelt.

Zur Erreichung der Parabiose wurde der Prothorax des kleineren Tieres in den Prothorax des grösseren geschoben, die Verschmelzungsstelle getrocknet und mit Kollodium abgedichtet. Um den Verlust an Haemolymphe auf ein Minimum zu beschränken, muss die Operation sehr schnell durchgeführt werden. Die Hauptschwierigkeit liegt hier darin, dass die Verschmelzungsstelle nur schwer vollständig geschlossen werden kann. Es erwies sich auch als günstig, das erste Beinpaar der beiden Larven mit Kollodium an den Thorax zu kleben, weil sie sonst ständig versuchen sich voneinander abzustossen, wodurch der Wundverschluss undicht wird. Nach der Operation wurden die verschmolzenen Larven sogleich in Brunnenwasser gebracht, das täglich erneuert wurde.

Ergebnisse.

Die Zahl der Larven, die wenige Tage nach der Operation eingingen, ist für *a* und *b* gross. Fast immer war bei diesen der Wundverschluss an der Verschmelzungsstelle nicht vollständig dicht, so-

dass sie langsam verbluteten. Immerhin zeigte das fast immer gleichzeitige Absterben der beiden Partner, dass an der Operationsstelle die Haemolymphe in den meisten Fällen gut kommunizieren konnte. (Bei abgeschnürten Körperteilen überlebt die eine Körperseite die andere oft um viele Tage.)

Wenn auch die Zahl der gelungenen Verschmelzungen nur klein war, so sind diese Fälle doch sehr aufschlussreich.

a) *Verschmelzung zweitjähriger Larven vor Metamorphosebeginn.*

Aus dem gleichen Fang stammende Larven beginnen die Metamorphose im Laboratorium nicht gleichzeitig (Geigy 1937), sondern mit beträchtlicher Streuung. Wenn deshalb ein synchroner Verlauf der Umwandlungsvorgänge bei mehreren parabiotischen Larven auftritt, ist ein zufälliges Zusammentreffen ausgeschlossen.

Zahl der miteinander verschmolzenen Larvenpaare .	125
1—5 Tage nach der Operation gestorben	99
Später als fünf Tage nach der Operation, aber ohne Metamorphoseanzeichen gestorben	20
Auswertbare Fälle mit Metamorphose	6

Es gelang in zwei Fällen, die beiden verschmolzenen Larven nach Metamorphosebeginn längere Zeit am Leben zu behalten. Einer dieser beiden Fälle, deren Metamorphoseverlauf genau übereinstimmt, sei hier anhand des Versuchsprotokolls geschildert.

Protokoll Nr. 1185.

Fangdatum der Tiere: 30.XI.40.

Bis am 8.XII.40 zur Hemmung der Entwicklung in Temperaturen von 5—8° gehalten. Ab 8.XII in Zimmertemperatur bei 17—20°.

10.XII.40	Operation. Länge der verschmolzenen Tiere: 15 und 19 mm (Abb. 19 *a*).
21.XII	Metamorphosebeginn bei beiden Tieren.
30.XII	Retraktion des Kiemeninhaltes bis zur Kiemenbasis, bei beiden Partnern genau gleich weit.
3.I.41	Larvenhaut bei beiden Tieren, ausser an den Beinen, künstlich abgelöst. Puppenentwicklung normal (Abb. 19 *b*). Chitin und Kollodium auch über der Verschmelzungsstelle fast vollständig abgelöst. Die beiden Tiere sind verwachsen.

Leider wurde in beiden Fällen bei der Ablösung der Larvencuticula eines der Tiere verletzt, sodass sie 1—2 Tage später eingingen. Vom Beginn der Metamorphose bis zum Tode verlief die Entwicklung genau synchron.

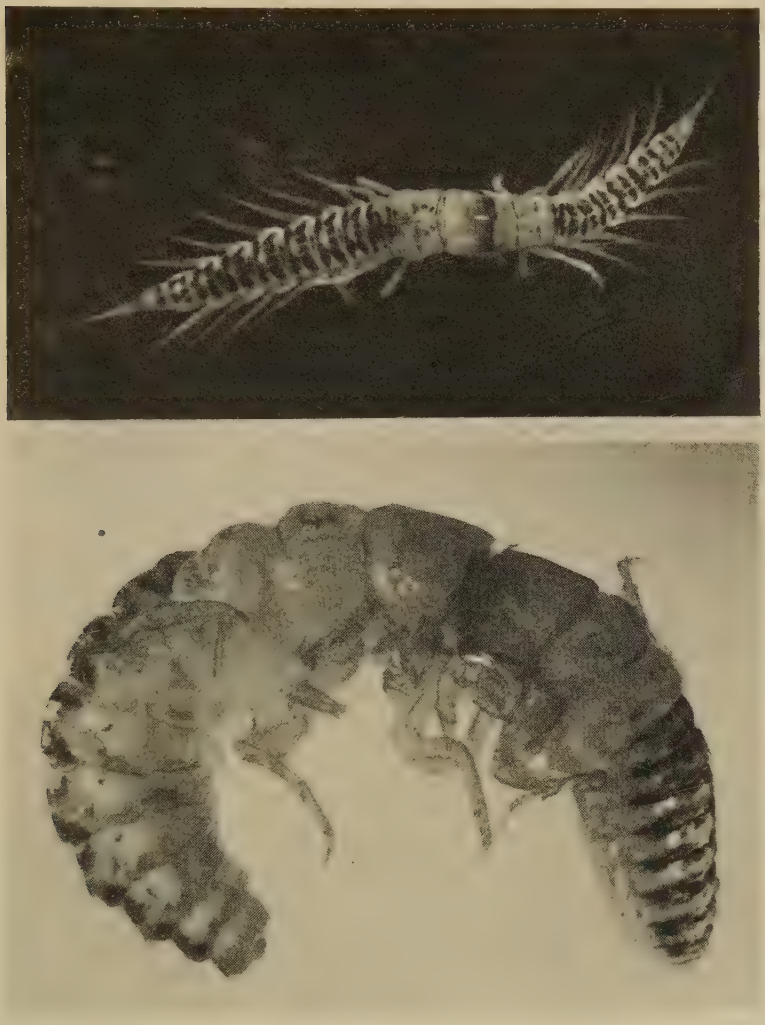


Abb. 19.
Parabiotische Larven.

a) Kurz nach der Operation, vor Metamorphosebeginn.
b) Nach synchroner Entwicklung zur Puppe. Die beiden Partner sind vollständig normal ausgebildet. (Larvenhaut künstlich entfernt.)

In vier weiteren Fällen begannen die verschmolzenen Tiere ebenfalls mit der Metamorphose (6—19 Tage nach der Operation). Sie starben aber vor Erreichen des Puppenstadiums ab.

b) *Verschmelzung einer Larve nach Metamorphosebeginn mit einer solchen vor Metamorphosebeginn.*

Miteinander verschmolzene Larvenpaare	10
1—5 Tage nach der Operation gestorben	8
Auswertbare Fälle	2

Die zu diesen Versuchen verwendeten Larven, die noch keine Metamorphose zeigten, waren so klein, dass sie mit ziemlicher Sicherheit als erstjährig angesprochen werden dürfen. Es gelang mir aber leider bis heute nicht, ein äusserlich sichtbares, eindeutiges Merkmal zu finden, um erst- und zweitjährige Larven von 12—16 mm Länge sicher voneinander unterscheiden zu können.

In zwei Fällen konnten in dieser kleinen Larve die Metamorphosevorgänge ausgelöst werden. Die ersten sicheren Metamorphoseanzeichen wurden vier Tage nach der Operation sichtbar. Diese Zeit entspricht der bei den Schnürungen ermittelten Dauer vom Beginn der Wirkung des Wirkstoffes, von der kritischen Periode bis zu den äusserlich sichtbaren Metamorphosevorgängen.

Auch hier soll einer dieser Fälle anhand des Protokolls geschildert werden:

Protokoll Nr. 1495/96.
Fangdatum der Tiere: 19.XII.40.

31.XII.40 Operation. Grosse Larve 20 mm lang, mit sicheren Metamorphoseanzeichen (Retraktion der Tracheen bis ins dritte Kiemensegment (Phase C), noch keine Retraktion der Kiemenhypodermis). Kleine Larve 14 mm lang, ziemlich sicher erstjährig (nur gering entwickelter Fettkörper, keine Flügelanlagen im Thorax II und III sichtbar).

2.—5.I.41 Die Metamorphose des grossen Tieres ist schon so weit fortgeschritten, dass es an die Luft gebracht werden muss. Die beiden Larven wurden auf einem Objektträger festgebunden, der so ins Wasser gestellt wurde, dass das grosse Tier an der Luft, das kleine im Wasser

war, die Luft-Wasser-Grenze auf der Höhe der Verschmelzungsstelle.

3.I Erste, noch unsichere Metamorphoseanzeichen beim kleinen Tier (Tracheenspitzen in den Kiemen spiralig aufgewunden).

4.I Beginn der Metamorphose des kleinen Tieres sicher zu erkennen.

5.I Beide Tiere auf feuchte Watte an die Luft.

Abb. 20.

Parabiotische Larven.

Induktion der Metamorphose bei einer nicht reifen Larve durch eine solche, welche sichere Metamorphoseanzeichen zeigt. Die beiden Tiere sind fertig zur Puppe entwickelt. Die Larvencuticula wurde noch nicht entfernt. (Protokoll Nr. 1495/96.)

9.I Retraktion der larvalen Abdominalanhänge bei beiden Tieren vollständig (Abb. 20). Die Retraktion dürfte beim grossen Tier schon ca. am 6.I beendigt gewesen sein, doch fehlt eine genauere Beobachtung, da die Tiere so wenig wie möglich gestört wurden. Ohne sehr starkes Licht ist aber eine Detail-Beobachtung des Metamorphosestandes nicht möglich.

10.I Beide Tiere tot (wohl als Folge der durch die Beleuchtung beim Fotografieren verursachten Erwärmung).

Diese beiden gelungenen Verschmelzungen von Larven von verschiedenem Entwicklungsstand bilden einen weiteren Nachweis für die Tätigkeit des Wirkstoffes, der die Metamorphosevorgänge auslöst.

Leider kann nicht mit Sicherheit gesagt werden, dass hier erstjährige Larven zur Metamorphose gezwungen worden sind, da, wie schon oben bemerkt wurde, eine sichere Trennung der erst- und zweitjährigen Larven noch nicht möglich ist.

Durch Parabiose kann also ein Tier zu verfrühter Metamorphose gezwungen werden. Das Gewebe der *Sialis*-Larve scheint also jederzeit auf den die Metamorphosevorgänge steuernden Wirkstoff ansprechen zu können. Während der Periode des Heranreifens zur Metamorphose verändern sich demnach nicht die Gewebe im allgemeinen, sondern es braucht nur eine gewisse Zeit, bis das den Wirkstoff abgebende Gewebe in Tätigkeit treten kann.

Diese Versuche sollen später in grösseren Serien wiederholt werden, damit mit Sicherheit festgestellt werden kann, ob sogar schon erstjährige Larven durch Parabiose zur Metamorphose gezwungen werden können.

Trotz der kleinen Zahl von Verschmelzungen, die zu auswertbaren Resultaten führten, geht daraus dennoch hervor, dass der die Metamorphose auslösende Faktor, der von einem noch nicht klar lokalisierten Zentrum in der Gegend des dritten Thorakal- und ersten Abdominalsegmentes abgegeben wird, ein Wirkstoff sein muss. Seine Anwesenheit ist in einer bestimmten Konzentration nötig, damit in der Larve die Verpuppungsvorgänge ausgelöst und die Umwandlung zur Puppe und weiter bis zur Imago durchgeführt werden können.

Vom Beginn der Einwirkung des Stoffes ‚der „kritischen Periode", bis zum Beginn der äusserlich sichtbaren Metamorphosevorgänge verstreichen ca. vier Tage, nicht fünf, wie früher angenommen wurde (Geigy und Ochsé, 1940). Während dieser Zeit gehen im Tier aber bereits stoffliche Veränderungen vor sich, z. B. quellen die Hypodermis und die Matrix der Tracheen auf. Wenn durch Schnürungen in der Zeit zwischen kritischer Periode und äusserlich sichtbarem Metamorphosebeginn ein Körperteil vom Emissionszentrum abgetrennt wird, so kann sich dieser Teil, wohl infolge der

ungenügenden Konzentration des Wirkstoffes, im Zeitpunkt der Schnürung nicht vollständig verwandeln. Die Abbauprozesse beginnen normal, bleiben dann aber stehen. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen auch Kühn und Piepho (1938) an *Ephestia*, ebenfalls nach Schnürungen.

Durch die Verschmelzung zweier Tiere vor der kritischen Periode (Versuch *a*) kann sich der Wirkstoff in beiden Partnern gleichzeitig ausbreiten, auch wenn er nur von einem Tier gebildet wird. Die Metamorphosevorgänge verlaufen synchron.

Nach der in Versuch *b* durchgeführten Verschmelzung gelangt der Wirkstoff von dem Tier, das sich schon in Metamorphose befindet (= Tier A) in das Tier, das noch vor der kritischen Periode steht, eventuell sogar nur erstjährig ist (= Tier B), in dem also noch kein Wirkstoff vorhanden sein kann und löst dadurch die Metamorphosevorgänge aus, die nach vier Tagen äusserlich sichtbar werden. Der Zeitpunkt der Verschmelzung versetzt das Tier B gleichsam in die kritische Periode. Der Wirkstoff wird bei ihm aber nicht durch ein Zentrum in der Gegend des dritten Thorakal- und ersten Abdominalsegments gebildet, sondern kommt durch die Blutverbindung aus dem Tier A, das schon mit der Metamorphose begonnen hat. Dort ist die Konzentration des Wirkstoffes so gross, dass sie ausreicht, damit auch in Tier B die Umwandlungsvorgänge normal ablaufen können.

Die Verbreitung des Wirkstoffes dürfte durch die Haemolymphe erfolgen. Wigglesworth (1934) an *Rhodnius* und Bodenstein (1938 *c*) an *Phryganidia* zeigten zwar, dass bei Verschmelzung eine synchrone Entwicklung nur dann auftritt, wenn zwischen den beiden Tieren eine Hypodermis-Verbindung besteht. Wird zwischen die Tiere ein Glasröhrenstück eingeschaltet, so verlaufen die Vorgänge nicht mehr synchron. Diese beiden Autoren konnten aber die Rolle der Hypodermis bei der Leitung des Wirkstoffes nicht erklären. Für *Sialis* erwies sich eine solche Versuchsanordnung bis jetzt aus technischen Gründen als undurchführbar. Es ist aber unwahrscheinlich, dass der Wirkstoff in der Hypodermis geleitet wird. Bei den an den Larven durchgeführten Schnürungen wird nur die Körperflüssigkeit getrennt. Die Hypodermis dürfte wenigstens stellenweise erhalten bleiben. Trotzdem kann eine auf diese Weise vom Zentrum abgetrennte Körperpartie sich nicht umwandeln.

Bodenstein (1939) bezweifelt überhaupt die Anwesenheit eines

„Hormons" und glaubt, dass alle diese Vorgänge auf einen Effekt der Sauerstoffkonzentration im Tier zurückgeführt werden können (Versuche an *Drosophila*). Bei *Sialis* ändert sich aber bei den durchgeschnürten und verschmolzenen Larven die Sauerstoffzufuhr für die Partner nicht, deren Stigmen sämtliche unverletzt bleiben. Ebensowenig können diese Fälle durch eine Sauerstoffkonzentration erklärt werden, wo durch Injektion von Haemolymphe eines Tieres, das sich in Metamorphose befindet, in einen vom Emissionszentrum abgetrennten Körperteil dieser zur Metamorphose angeregt werden konnte (vergleiche v. Buddenbrock, 1931, an Lepidopteren; Fraenkel, 1934 und 1935, und Plagge, 1939, an Dipteren).

Ausserdem gelang es Becker (1941), ein die Puppariumbildung auslösendes Hormongemisch aus Extrakt von *Calliphora* zur Zeit der Puppariumbildung mit chemischen Methoden anzureichern, doch konnten noch keine Angaben über die chemische Konstitution der Stoffe gemacht werden.

Es darf deshalb für *Sialis* daran festgehalten werden, dass ein Faktor hormonaler Natur die Metamorphosevorgänge auslöst. Eventuell ist er auch direkt oder indirekt dafür verantwortlich, dass die Umwandlung bis zur Imago durchgeführt werden kann, wenn der Stoff zur Zeit des äusserlich sichtbaren Metamorphosebeginns in genügender Konzentration vorhanden ist.

ZUSAMMENFASSUNG.

Die Schlammflorfliege, *Sialis lutaria* L. *(Megaloptera)*, hat eine holometabole Metamorphose mit einer Pupa libera. Die aquatile Larve ist der Imago schon recht ähnlich. Die einzigen, für die Larve typischen Organe sind die an den ersten sieben Abdominalsegmenten stehenden Tracheenkiemen, der terminale Schwanzfaden, die Larvenantennen und -Augen. Diese larvalen Organe verschwinden während der Zeit der Umwandlung der Larve zur Puppe. Die Puppe hat äusserlich sichtbare Flügelanlagen und die für die Imago typischen Antennen. Sämtliche Organe werden im Puppenstadium noch ausdifferenziert und ausgefärbt.

Diese äusserliche Aehnlichkeit zwischen Larve, Puppe und Imago lässt vermuten, dass auch die innern Vorgänge während der Metamorphose wenig tiefgreifend seien, viel weniger als z. B. bei den

bisher in erster Linie untersuchten Dipteren und Lepidopteren, wo die Larven einen ganz andern Körperbau haben als die Imagines, und wo auch ein grosser Teil der innern Organe während der Metamorphose umgebaut wird.

Mit dieser Arbeit soll der Beginn gemacht werden, eine schon lange empfundene Lücke in den Kenntnissen der Insektenmetamorphose auszufüllen, indem die innern Vorgänge einer Form mit wenig tiefgreifender Metamorphose untersucht wird. Hierzu eignete sich die Region der abdominalen Tracheenkiemen besonders gut. Es wurde vor allem das Verhalten der Hypodermis, der Tracheen und der Muskeln, ausserdem noch das des Kiemennervs, der Oenocyten und des Fettkörpers beobachtet.

Sämtliche Gewebe der Tracheenkiemen zerfallen in der Vorpuppenphase autolytisch. Die Zerfallreste werden durch Blutzellen, die zu Beginn der Metamorphose an Zahl stark zunehmen, phagocytiert. Die Abbauprozesse werden ca. zwei Tage vor dem Schlüpfen der Puppe plötzlich abgebrochen. Die Phagocyten, die bis dahin in grosser Zahl zwischen den sich in Abbau befindlichen Geweben lagen, verschwinden sehr rasch aus dem Blutbild. Dieser Umschwung in den innern Vorgängen wird „pupale Umstimmung" genannt. Sie tritt auch dann auf, wenn die larvalen Organe, wie das bei den Tracheenkiemen normalerweise der Fall ist, noch nicht fertig abgebaut sind. Die noch vorhandenen Reste werden später, d. h. nach dem Schlüpfen der Puppe, durch Autolyse vollends abgebaut. Phagocytose konnte nach der pupalen Umstimmung nie mehr beobachtet werden.

Der Abbau des Schwanzfadens geht gleich vor sich wie der der Kieme. Zur Zeit der pupalen Umstimmung ist er fast immer vollständig verschwunden.

Im abdominalen Lateralwulst, dem die Kiemen aufsitzen, wird im Puppenstadium eine dünne imaginale Muskelschicht aus neu auftretenden Myoblasten aufgebaut.

Die übrigen Gewebe und Organe des Abdomens werden, soweit untersucht, alle unverändert von der Larve übernommen.

Das grundsätzlich verschiedene Verhalten der Gewebe der Thorakalbeine und der Tracheenkiemen während der Metamorphose führt zu einer Ablehnung gewisser theoretischer Versuche, in den Kiemen homologe Organe zu Abdominalextremitäten sehen zu wollen.

Der wesentliche Unterschied in den innern Vorgängen während der Metamorphose von *Sialis* und z. B. einer Fliege besteht darin, dass bei *Sialis* der Anteil larvaler Bildungen am Aufbau des Larvenkörpers gering, bei den Fliegen dagegen sehr gross ist. Während der Metamorphose werden nur die wenigen für die Larve typischen Bildungen abgebaut. Die meisten übrigen Gewebe gehen unverändert in die Imago über, sind also larvo-imaginal. Die Aufbauvorgänge sind äusserst gering, nur die Muskelschicht im Lateralwulst konnte als imaginale Bildung erkannt werden. Bei der Fliege dagegen werden fast alle Gewebe, die den Larvenkörper bilden, abgebaut und der Körper der Imago weitgehend aus Imaginalscheiben neu aufgebaut.

Die histologischen Vorgänge des Ab- und Aufbaus dagegen sind sich in beiden Fällen prinzipiell sehr ähnlich.

Ausserdem wurde die Wirkungsweise innerer Faktoren auf den Beginn und den Verlauf der Metamorphose geprüft. Schnürungen an *Sialis*-Larven, deren Ergebnisse schon früher veröffentlicht wurden (Geigy und Ochsé, 1940), ergaben ein für den Beginn und normalen Verlauf der Metamorphose nötiges Zentrum in der Gegend des Thorax III und Abdomen I.

Neu durchgeführte Schnürungen an Puppen und während der Vorpuppenphase zeigten, dass dieses Zentrum zur Fertigstellung der Imago nicht mehr notwendig ist, wenn die Metamorphosevorgänge einmal äusserlich sichtbar in Gang gekommen sind.

Versuche, das Zentrum genauer zu lokalisieren, indem Ganglien aus der bei den Schnürungen ermittelten Körperregion exstirpiert und teilweise auch in andere Larven implantiert wurden, ergaben noch keine weitere Präzisierung hinsichtlich des Sitzes dieses Zentrums. Der Verlauf der Metamorphosevorgänge konnte so weder positiv noch negativ beeinflusst werden.

Parabioseversuche bestätigten und erweiterten die Ergebnisse der Schnürungen. Es scheint möglich zu sein, schon erstjährige Larven zur Metamorphose zu zwingen, indem man sie in Blutverbindung mit zweitjährigen Larven bringt, deren Metamorphose schon begonnen hat.

An den Tieren, die zu diesen Untersuchungen notwendig waren, konnten gleichzeitig Beobachtungen über Häutungen und Eintritt der Metamorphose gemacht werden. Die von Geigy (1937) beobachtete Verkürzung der Larvenzeit, die durch das Einbringen der Tiere

aus dem Seeschlamm ins Laboratorium hervorgerufen wird, entsteht dadurch, dass lediglich die Zeit nach der letzten Häutung im Oktober des zweiten Larvenjahres (Periode des Heranreifens zur Metamorphosebereitschaft) verkürzt wird. Es ist also durch Veränderung der Aussenbedingungen nicht möglich, die Larvenzeit noch weiter zu verkürzen, indem man die Larven schon im Laufe ihres ersten Lebensjahres ins Laboratorium bringt. Das zeitliche und numerische Auftreten der Larvenhäutungen verändert sich für die Mehrzahl der Tiere im Laboratorium nicht.

LITERATURVERZEICHNIS.

1941. Becker, E. *Ueber Versuche zur Anreicherung und physiologischen Charakterisierung des Wirkstoffes der Puparisierung.* Zool. Zbl., *61.*

1900. Berlese, A. *Considerazioni sulla fagocitosi negli Insetti metabolici.* Zool. Jb., *23.*

1901. —— *Vorgänge, welche während der Nymphosis der metabolischen Insekten vorkommen.* Zool. Jb., *24.*

1938*a*. Bodenstein, D. *Untersuchungen zum Metamorphoseproblem.* I. *Kombinierte Schnürungs- und Transplantationsexperimente an Drosophila.* Roux' Arch., *137.*

1938*c*. —— *Untersuchungen zum Metamorphoseproblem.* III. *Ueber die Entwicklung der Ovarien im thoraxlosen Puppenabdomen.* Biol. Zbl., *58.*

1939*a*. —— *Investigations on the problem of metamorphosis.* IV. *Developmental relations of interspecific organ transplants in Drosophila.* J. exp. Zool., *82.*

1939*b*. —— *Imaginal differentiation inaugurated by oxygen in Drosophila pupae.* Proc. Nat. Acad. Sci., *25.*

1939*c*. —— *Investigations on the problem of metamorphosis.* V. *Some factors determining the facet number in the Drosophila mutant Bar.* Genetics, *24.*

1909. Bruntz, L. *Nouvelles recherches sur l'excrétion et la phagocytose chez les Thysanoures.* Arch. Zool., *2.*

1930. v. Buddenbrock, W. *Beitrag zur Histologie und Physiologie der Raupenhäutung mit besonderer Berücksichtigung der Verson'schen Drüsen.* Z. Morph. u. Oek. Tiere, *18.*

1931. v. Buddenbrock, W. *Untersuchungen über die Häutungshormone der Schmetterlingsraupen.* Z. vergl. Physiol., *14.*

1832-1855. Burmeister, H. *Handbuch der Entomologie.*

1900. Crampton, H. *An experimental study upon Lepidoptera.* Roux' Arch., *9.*

1895. Cuénot, L. *Etudes physiologiques sur les Orthoptères.* Arch. Biol., *14.*

1928. Deegener, P. *Respirationsorgane der Insekten.* Schröder's Handb. d. Entomologie, Bd. 1.

1936. Du Bois, A.-M. *Recherches expérimentales sur la détermination de l'embryon dans l'œuf de Sialis lutaria, Neuroptera.* Rev. suisse Zool., *43.*

1938. —— *La détermination de l'ébauche embryonnaire chez Sialis lutaria L.* Rev. suisse Zool., *45.*

1935. Du Bois, A.-M. und Geigy, R. *Beiträge zur Oekologie, Fortpflanzungsbiologie und Metamorphose von Sialis lutaria L.* Rev. suisse Zool., *42.*

1940. Eglin, W. *Die Neuropteren der Umgebung von Basel.* Rev. suisse Zool., *37.*

1934. Fraenkel, G. *Pupations of Flies initiated by a hormone.* Nature, London, *133.*

1935. —— *A hormone causing pupation in the Blowfly Calliphora erythrocephala.* Proc. Roy. Soc. London, *118.*

1937. Geigy, R. *Beobachtungen über die Metamorphose von Sialis lutaria L.* Mitt. Schweiz. Entom. Ges., *17.*

1941. —— *Die Metamorphose als Folge gewebsspezifischer Determination.* Rev. suisse Zool., *48.*

1935. Geigy, R. und Du Bois, A.-M. *Sinnesphysiologische Beobachtungen über die Begattung von Sialis lutaria L.* Rev. suisse Zool., *42.*

1940*a*. Geigy, R. und Ochsé, W. *Schnürungsversuche an Larven von Sialis lutaria L.* Rev. suisse Zool., *47.*

1940*b*. —— *Versuche über die inneren Faktoren der Verpuppung bei Sialis lutaria L.* Rev. suisse Zool., *47.*

1941. Geigy, R. und Portmann, A. *Versuch einer morphologischen Ordnung der tierischen Entwicklungsgänge.* Naturwiss., *29.*

1931. Hachlow, V. *Zur Entwicklungsmechanik der Schmetterlinge.* Roux' Arch., *125.*

1928. Handlirsch, A. *Der Bau des Insektenkörpers und seiner Anhänge.* Schröder's Handb. d. Entomologie, Bd. 1.

1928. —— *Die postembryonale Entwicklung.* Schröder's Handb. d. Entomologie, Bd. 1.

1904. Henneguy, F. *Les Insectes.*

1896*a*. Heymons, R. *Ueber die Fortpflanzung und Entwicklungsgeschichte der Ephemera vulgata L.* Sitzungsber. d. Ges. Naturforsch. Freunde zu Berlin, *6.*

1896*b*. —— *Ueber die abdominalen Körperanhänge der Insekten.* Biol. Zbl., *16.*

1896*c*. —— *Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten.* Morph. Jb., *24.*

1907. —— *Die verschiedenen Formen der Insektenmetamorphose.* Erg. und Fortschr. Zool., *1.*

1928. Hollande, A.-Ch. et Aghar, M. *La phagocytose et la digestion des bacilles tuberculeux par leucocytes du sang des chenilles autres que Galleria mellonella.* C.R. Soc. Biol., *99.*

1918. Hufnagel, A. *Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère (Hyponomeuta padella L.).* Arch. Zool., *57.*

1936. Kühn, A. und Piepho, H. *Ueber hormonale Wirkungen bei der Verpuppung der Schmetterlinge.* Nachr. Ges. Wiss. Göttingen Biol., *2.*

1938. —— *Die Reaktionen der Hypodermis und der Verson'schen Drüsen auf das Verpuppungshormon bei Ephestia kühniella Z.* Biol. Zbl., *58.*

1925. Lazarenko, T. *Die morphologische Bedeutung der Blut- und Bindegewebselemente der Insekten.* Z. f. mikrosk. anat. Forschg., *3.*

1930. Metalnikoff, C. und Toumanoff, C. *Les cellules sanguines et la phagocytose chez les larves d'Abeilles.* C.R. Soc. Biol., *103.*

1933. Munscheid, L. *Die Metamorphose des Labiums der Odonaten.* Z. wiss. Zool., *143.*

1934. Murray, F. und Tiegs, O. W. *The metamorphosis of Calandra oryzae.* Quart. micr. Sci., *77.*

1930. Oertel, E. *Metamorphosis in the Honeybee.* J. Morph., *50.*

1910. Pérez, Ch. *Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (Calliphora erythrocephala Mg.).* Arch. Zool. Exp. et Gén. Paris.

1926. Perfiljev, P. *Ueber den Kiemenabbau einiger Insekten.* Bull. de l'Acad. Sci. de l'U.R.S.S., *15-17.*

1938*b*. Piepho, H. *Wachstum und totale Metamorphose an Hautimplantaten bei der Wachsmotte Galleria mellonella L.* Biol. Zbl., *58.*

1938*c*. —— *Ueber die Auslösung der Raupenhäutung, Verpuppung und Imaginalentwicklung an Hautimplantaten von Schmetterlingen.* Biol. Zbl., *58.*

1939. —— *Ueber den Determinationszustand der Vorpuppenhypodermis bei der Wachsmotte Galleria mellonella.* Biol. Zbl., *59.*

1940. Piepho, H. *Ueber die Hemmung der Verpuppung durch Corpora allata. Untersuchungen an der Wachsmotte Galleria mellonella.* Biol. Zbl., *60.*

1942. —— *Untersuchungen zur Entwicklung der Insektenmetamorphose. Ueber die Puppenhäutung der Wachsmotte Galleria mellonella L.* Roux' Arch., *141.*

1938. Plagge, E. *Weitere Untersuchungen über das Verpuppungshormon der Schmetterlinge.* Biol. Zbl., *58.*

1938. Plagge, E. und Becker, E. *Wirkung arteigener und artfremder Verpuppungshormone in Extrakten.* Naturwiss., *26.*

1910. Poyarkoff, E. *Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère.* Arch. anat. micr., *12.*

1936. Robertson, C. W. *The metamorphosis of Drosophila melanogaster, including an accurately timed account of the principal morphological changes.* J. Morph., *59.*

1941. Röber, H. *Morphologie des Kopfes und des Vorderdarmes der Larve und Imago von Sialis flavilatera.* Zool. Jb. Anat., *67.*

1929. Schmidt, E. *Histolyse und Histogenese der Muskulatur von Psychoda alternata Say.* Z. Morph. u. Oek. Tiere, *13.*

1937. Seitz, W. *Biologische Studien an Sialis lutaria (flavilatera), unter besonderer Berücksichtigung des Extremitätencharakters der Tracheenkiemen.* Diss. Ebering, Berlin.

1940. —— *Zur Frage des Extremitätencharakters der Tracheenkiemen von Sialis flavilatera L. im Rahmen allgemeiner biologischer Untersuchungen.* Z. Morph. u. Oek. Tiere, *37.*

1933. Weber, H. *Lehrbuch der Entomologie.* Gust. Fischer, Jena.

1934. Wigglesworth, V. B. *The physiology of ecdysis in Rhodnius prolixus (Hemiptera).* II. *Factors controlling moulting and « metamorphosis ».* Quart. J. micr. Sci., *77.*

1935. —— *Function of the corpus allatum of Insects.* Nature, London, *136.*

1936. —— *The function of the corpus allatum in the growth and reproduction of Rhodnius prolixus (Hemiptera).* Quart. J. micr. Sci., *79.*

1939*a*. —— *Source of the moulting hormone in Rhodnius (Hemiptera).* Nature, London.

1939*b*. —— *The principles of the Insect physiology.* Methuen & Co., Ltd. London.

1940. —— *The determination of characters at metamorphosis in Rhodnius prolixus (Hemiptera).* J. Exp. Biol., *17.*